ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 72
7
ИЮЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Капралова Т. И. (*отв. секретарь*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орёл, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitssky (*Associate Editor*), B. N. Norin (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), T. I. Kapralova (*Secretary*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I Karaeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *С. В. Добрянская* и *К. С. Фридлянд*

Сдано в набор 9.04.87. Подписано к печати 23.06.87. М-17193. Формат бумаги $70\times108^{1}/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.30.
Усл. кр.-отт. 13.75. Уч.-изд. л. 14.77. Тираж 2251. Тип. зак. 1466.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 561 : 582.394.754

П. И. Дорофеев

ОБ ИСКОПАЕМЫХ ВИДАХ РОДА *SALVINIA* (*SALVINIACEAE*) СССР

P. I. DOROFEEV. ON FOSSIL SPECIES OF THE GENUS *SALVINIA* (*SALVINIACEAE*) FROM THE USSR

По ископаемым мегаспорам описываются 6 новых видов рода *Salvinia*, обсуждаются вопросы морфологии мегаспор и родственные отношения ископаемых сальвиний СССР.

Мегаспоры, массулы, иногда и целые сорусы сальвиний встречаются в третичных отложениях Европы и Сибири, начиная от эоцена. История рода *Salvinia* Séguier несомненно уходит в более глубокие слои. По общей морфологии ископаемые остатки легко разбиваются на две большие группы, названные мною (Дорофеев, 1963 : 66) секциями *Salvinia* (мегаспоры эллипсоидальные, яйцевидные, продолговатые) и *Cerebrata* Dorof. (мегаспоры короткие, шаровидные, кубаревидные). Таксономический ранг установленных секций, скорее, более высокий — подроды, возможно, и роды, но известны и промежуточные формы, связывающие эти в целом резко обособленные группы, длительное время развивавшиеся независимо. Секция *Cerebrata*, по-видимому, древнее, по крайней мере ее представители на территории СССР полностью вымирают раньше — в конце миоцена.

К сожалению, генеративные органы большей части современных видов сальвинии в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР отсутствуют и в литературе нет хотя бы схематичных их изображений. Это обстоятельство сильно затрудняет изучение ископаемых остатков. Но последние встречаются часто, обычно массовы, имеют хорошую сохранность и довольно разнообразны, поэтому различались без сравнения с современными. Единственным мерилом для представителей секции *Salvinia* служили мегаспоры и массулы современной *S. natans* (L.) All., сильно отличающиеся даже от позднеплиоценовых меньшей величиной, компактной формой, слабо скульптированной поверхностью. Но и этого уже достаточно, чтобы не сомневаться в родовой принадлежности всех известных ископаемых остатков и для отнесения их к вымершим видам, которые несомненно имеют далекие связи. Для сравнения ископаемых представителей секции *Cerebrata* служили современные мегаспоры и массулы *S. auriculata* Aubl. и *S. rotundifolia* Willd.

Ископаемые виды каким-то образом группировались, образуя, помимо выделенных секций, более мелкие группы. Но при первом знакомстве обнаруживаются лишь сходство, иногда родство и преемственность в линиях развития. До надежной системы рода, однако, еще далеко. Тем не менее ископаемые остатки известны широко, работа над ними уже началась, и она доставит еще немало трудностей будущим исследователям. Для лучшего понимания описываемых остатков из тамбовских коллекций рассмотрим лишь небольшую часть преимущественно миоценовых видов секции *Salvinia*, чем-то с ними сходных или одновозрастных, встречающихся в соседних областях или в близких по возрасту отложениях. Диагнозы части видов уже опубликованы. Горький опыт, однако, показывает, что вид, рассматриваемый изолированно, понять трудно. Одновременное рассмотрение группы видов с описанием и изображением остатков

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1987 г.

для понимания их дает гораздо больше, так как уточняются диагнозы, проводится широкое сравнение, чем в какой-то степени облегчится работа будущих исследователей.

Прежде всего отметим, что у всех современных видов *Salvinia* особые (однополые) мега- и микросорусы (Шапаренко, 1956). Как явление тератологическое и редкое, однако, отмечалось и для современных видов наличие у них общих сорусов с мегаспорангиями и массулами. В ископаемом состоянии также встречаются виды с однополыми (раздельными) сорусами. Но, пожалуй, для ископаемых видов более характерны общие сорусы, в которых мегаспорангии и массулы лежат вперемешку. Это явление было замечено для плиоценового вида *S. tanaitica* Dorof. (Дорофеев, 1966 : 40, рис. 1, 17) и для миоценового *S. cerebrata* Nikit. ex Dorof. из ФРГ (Kempf, 1971 : 49), оно характерно для многих видов Тамбовской обл., Украины и Западной Сибири. Сам по себе признак обоеполости сорусов у видов обеих секций *Salvinia* имеет большое систематическое и филогенетическое значение, так как дает основание для сближения порядков *Salviniales* и *Marsileales*, хотя генеративные органы в целом и в мелких деталях настолько своеобразны, что некоторые общие черты, очевидно, свидетельствуют лишь о каких-то очень далеких общих предках всех разноспоровых современной флоры. Но виды *Salvinia* с общими и раздельными сорусами существовали одновременно (олигоцен, миоцен, плиоцен), иногда и обитали в одном водоеме, так как общие и раздельные сорусы встречаются в одном образце породы, даже в небольших образцах, полученных из кернов скважин. Очевидно, они давали помеси, так как признаки видов одной группы в какой-то степени проявлялись в другой. Отдельные мегаспоры и массулы из общих или раздельных сорусов существенно не различаются. По отдельным мегаспорам или массулам пока еще нельзя установить, происходят они из общих или раздельных сорусов. Возможно, что обоеполость и однополость сорусов *Salvinia* — признак факультативный у неогеновых видов, у которых одновременно могли быть сорусы обоих типов. Обоеполые сорусы — признак более архаичный и древний, постепенно исчезавший, но как рудиментарное явление он сохранился до настоящего времени.

Систематика генеративных органов ископаемых сальвиний пока базируется на морфологии мегаспор. Оболочка мегаспорангиев сохраняется часто. У разных видов она бывает в разной степени толстой и плотной, полупрозрачной и непрозрачной, коричневой и почти черной. Различаются и ячейки, то вытянуто-многоугольные, то редко прямоугольные или трапециевидные. Сами мегаспоры различаются по величине, форме (эллипсоидальные, яйцевидные, булавовидные, прямые и согнутые) и по величине, форме, степени обособления верхушек, по форме их лопастей, по форме основания, по толщине двуслойной оболочки, в основном наружной — экзины. Строение экзины очень изменчиво. Будучи в разной степени пористой и толстой, она обусловливает скульптуру поверхности мегаспор, на которой возникают большие и малые бугорки, валики, морщины. Особенно интересны большие пузыревидные бугорки, образующие сложный узор на лопастях верхушки, почти всегда в комбинации с радиально расходящимися от середины основания лопастей морщинами. Наряду с большими бугорками иногда рядом размещаются мелкие бугорки, нередко комбинирующиеся в группы. Часто крупные бугорки вдавлены (как резиновый мяч, из которого выпущен воздух) или оболочка мелких бугорков разрушена и обнажены небольшие полости, отчего эти участки имеют дырчатую поверхность. У многих видов на боках имеются характерные звездчатые площадки, погруженные (до ямок) или ровные и даже выпуклые. Экзина в этих местах тонкая, слегка просвечивает, синеватая. Прилегающие к площадкам участки покрыты радиально расходящимися валиками или морщинами. Звездчатые площадки располагаются точно под лопастями или очень часто эксцентрично, при этом число их может быть 4, 5 и более, размер их соответственно уменьшается; нередко площадки соединены кольцевой ложбинкой. У некоторых видов площадки едва заметны, иногда и совсем отсутствуют. Скульптура поверхности основания у разных видов неодинакова, но изменяется менее. В какой-то степени скульптура поверхности мегаспор обусловлена жилками оболочки мегаспорангия, но несомненно и независимое ее изменение у разных видов.

Несмотря на некоторую условность рассматриваемых видов, описанных без сравнения с современными, число ископаемых видов только с территории СССР намного больше числа современных видов. Для каждой геологической эпохи характерны какие-то особые виды. Смены происходили сравнительно быстро, долговременных видов не было, хотя связь и преемственность некоторых несомненны.

Секция *Salvinia*

Исследованный материал позволяет выделить 21 ископаемый вид в этой секции. Из них 13 (*S. aspera* Dorof., *S. cinerea* Dorof., *S. clavata* Dorof., *S. irtyshensis* Dorof., *S. ornata* Dorof., *S. petri* Dorof., *S. rotundata* Dorof., *S. rugosa* Dorof., *S. ruthenica* Dorof., *S. sibirica* Dorof., *S. tambovica* Dorof., *S. tenera* Dorof. и *S. trachytica* Dorof.) подробно охарактеризованы ранее (Дорофеев, 1987), а описание 8 остальных дается ниже.

Salvinia ovata Dorof. sp. nov. (табл. I, *6—10*; рис. 1, *1—10*). Голотип — Исаковка на Иртыше Омской обл., верхний миоцен, БИН № 522, табл. I, *10*; рис. 1, *2*. Сорусы обоеполые. Мегаспоры 0.49—0.68×0.37—0.45 мм, главным образом яйцевидные. Верхушка небольшая, коническая, слабо обособлена, поверхность слегка неровная или редко с большими, сглаженными бугорками по краю лопастей и с 2—3 низкими валиками в середине их основания. Бока сильно раздуты, наибольшая ширина в нижней половине или в середине, поверхность слабо скульптирована, ямки небольшие, радиальные морщинки вокруг них едва заметные. Основание закругленное или у немногих экземпляров с небольшим выступом, скульптура слабая: мелкие бугорки и морщинки.

Мегаспоры этого вида сходны с мегаспорами *S. miocenica* Dorof., описанной из миоцена Полтавской обл., но сибирские мегаспоры несколько мельче, более продолговатые, верхушка у них короче, поверхность более гладкая. Кроме типового местонахождения, описываемый вид представлен в одновозрастных отложениях Иртыша — Лежанка (скудно) и Карташево (обильно).

Salvinia miocenica Dorof. sp. nov. (табл. I, *11—15*; рис. 1, *11—15*) описана из горизонта пестрых глин Лохвицы Полтавской обл. (Дорофеев, 1968 : 67, рис. 1, *24*, *25*; рис. 3, *19—21*; designat. typi omissa). Голотип БИН № 437, табл. I, *14*; рис. 1, *11*. Мегаспоры 0.5—0.6×0.38—0.5 мм, яйцевидные. Верхушка высокая, коническая, обособлена слабо, скульптирована резко. Середина раздута, звездчатые площадки не развиты, поверхность с немногими большими, округлыми или неправильной формы бугорками. Основание закругленное, реже слабо суженное, покрытое мелкими бугорками и морщинками.

Мегаспоры этого вида близки к мегаспорам *S. ovata*, но последние несколько мельче, относительно у́же, с более короткой верхушкой, чаще слегка заостренным основанием и более гладкой поверхностью.

В первоописании этого вида была выделена его разновидность — var. *crispa* Dorof. Основной вид и его разновидность встречаются вместе и порознь, мегаспоры их различаются, поэтому эту разновидность лучше считать особым видом.

Salvinia crispa Dorof. sp. nov. (табл. I, *16—18*; рис. 1, *16—20*), *S. miocenica* Dorof. var. *crispa* Dorof. (Дорофеев, 1968 : 67, рис. 1, *22*, *23*; рис. 3, *22*, *23*; designat. typi omissa). Голотип — табл. I, *18*; рис. 1, *17*. Мегаспоры этого вида более продолговатые, верхушка их меньше, коническая, резко скульптированная большими округлыми бугорками, середина равномерно или сильно раздутая, поверхность гладкая, лоснящаяся, с неровностями в местах, соответствующих звездчатым площадкам, основание закругленное или слабо суженное, слегка скульптированное. У типичных мегаспор *S. miocenica* поверхность середины матовая, белая, светло-кофейная.

Salvinia sarmatica Dorof. sp. nov. (табл. I, *1—5*; рис. 2, *1—5*). Голотип — овраг Страшный у Ак-Мечети Одесской обл., верхний сармат, БИН № 433, табл. I, *3*; рис. 2, *3*. Сорусы обоеполые. Мегаспоры 0.42—0.57×0.32—0.42 мм, яйцевидные, наибольшая их ширина в середине или в нижней половине. Вер-

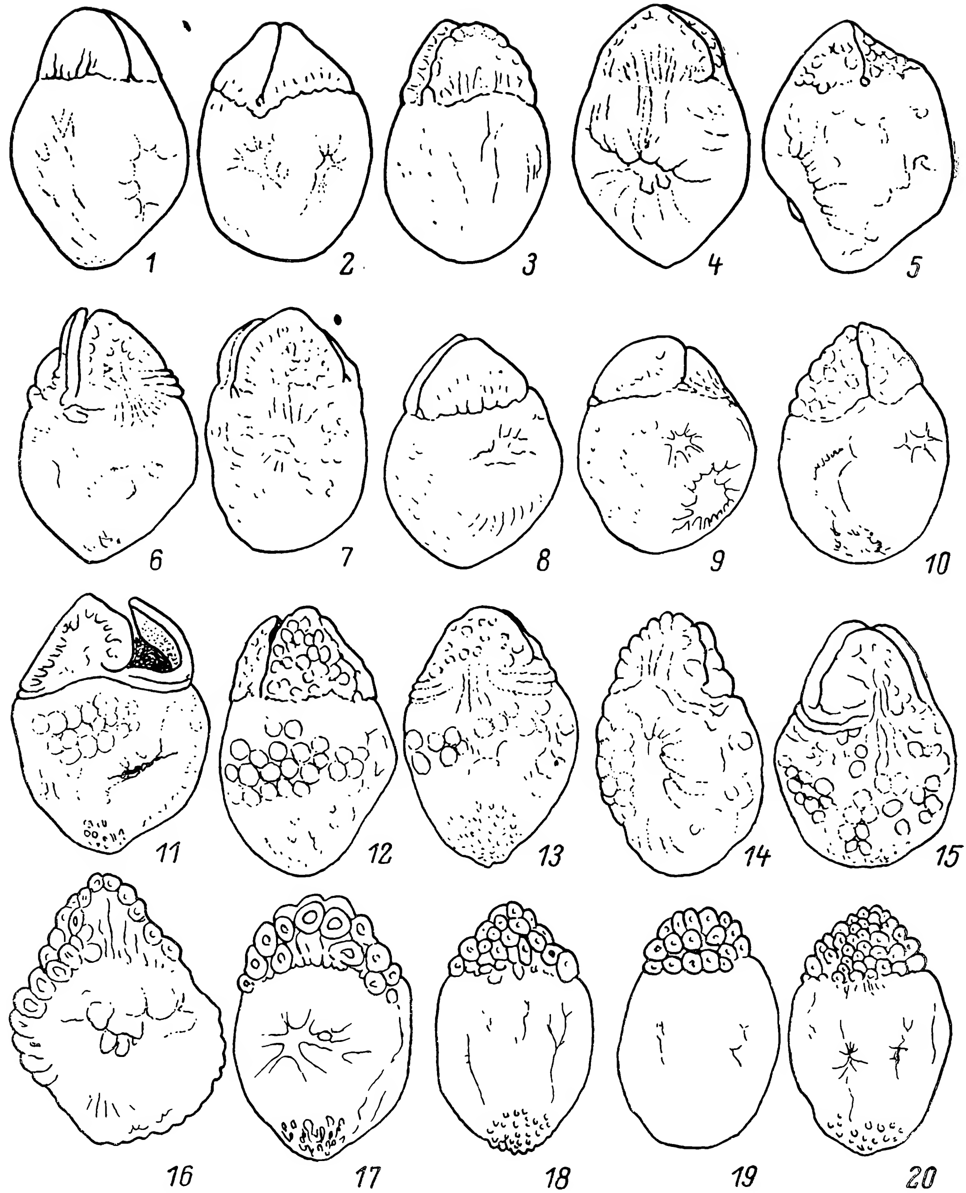


Рис. 1. Мегаспоры видов рода *Salvinia*, ×60.

1—10 — *S. ovata*, Исаковка, Омская обл., верхний миоцен; *11—15* — *S. miocenica*, Лохвица, Полтавская обл., скв. 5801, гл. 92—93, миоцен; *16—20* — *S. crispa*, Лохвица, Полтавская обл., скв. 5801, миоцен; *16*, *17* — гл. 92—93; *18—20* — гл. 60—61.

хушка коническая, иногда хорошо обособлена с перегибом; поверхность редко с большими бугорками по краю и морщинками в середине, чаще только морщинистая. Бока с ямками, поверхность вокруг них с радиальными, тонкими, не очень высокими морщинками; у многих экземпляров морщинки невысокие, бугорки неопределенного направления. Основание слабо заострено, почти закругленное, поверхность с морщинками и бугорками, низбегающими с середины.

Мегаспоры этого вида отличаются небольшой величиной, раздутыми боками, коротко заостренным основанием и обособленной верхушкой. Похожие мегаспоры встречаются у *S. petri* и *S. ovata*, но мегаспоры *S. petri* крупнее, толще, относительно более узкие, неправильные, поверхность их более гладкая. Мегаспоры *S. ovata* крупнее, верхушка у них слабее обособлена, основание закруглено, поверхность намного более гладкая.

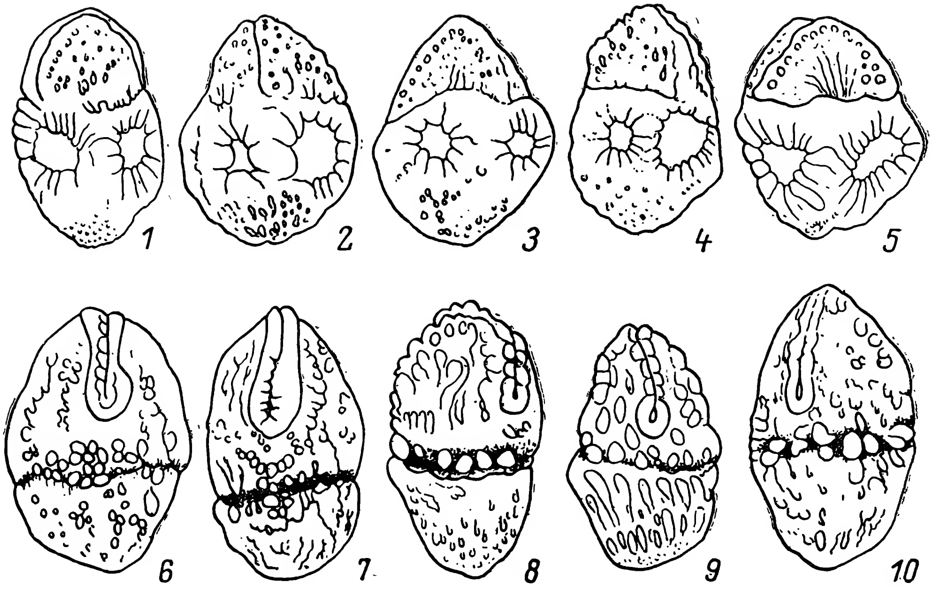


Рис. 2. Мегаспоры видов рода *Salvinica*, ×60.

1—5 — *S. sarmatica*. Ак-Мечеть, Одесская обл., верхний сармат; *6—10* — *S. transcarpatica*, Малая Бегань, Закарпатская обл., скв. 246, гл. 79.7—88.7, паннон (верхний миоцен).

Salvinia transcarpatica Dorof. sp. nov. (табл. II, *9—12*; рис. 2, *6—10*). Голотип — Малая Бегань Закарпатской обл., скв. 246, гл. 79.7—88.7, паннон (верхний миоцен). БИН № 443, табл. II, *10*; рис. 2, *6*. Мегаспоры 0.51—0.64×0.31—0.41 мм, яйцевидные, эллипсоидальные, веретеновидные, всегда несколько неправильные, в контуре угловатые, слегка согнутые, однобоко выпуклые, по бокам неравномерно граненые. Верхушка большая, от тела самой мегаспоры не обособлена. Лопасти треугольные, одна из трех нередко у́же двух других, отчего верхушка сжимается двухгранно; поверхность неровная, по краю лопастей редкие крупные или мелкие бугорки, в середине — морщинки и валики продольного направления. Бока мегаспор слабо раздуты, с 3—5 небольшими или неправильного контура площадками, ровными или впалыми до ямок, края их неровные, с большими и средней величины бугорками и морщинками радиального или продольного направления. Основание закруглено или сужено, чаще однобоко до острого, на торце с остатками ножки; поверхность покрыта продольными морщинками, низбегающими с середины, или бугорчатая. Оболочка тонкая, особенно на боках.

Очень своеобразный, по-видимому, исключительно западно-европейский вид.

Salvinia tanaitica Dorof. sp. nov. (табл. I, *19—22*) описана из плиоцена Матанова Сада на Дону в Ростовской обл. (Дорофеев, 1966: 40, рис. 1, *11—18*; designat. typi omissa). Голотип — БИН № 453, табл. I, *21*. Сорусы обоеполые. Мегаспоры 0.6—0.72×0.35—0.45 мм, эллипсоидальные, довольно широкие, всегда прямые, реже почти шаровидные. Верхушка небольшая, не более $^1/_3$ общей длины мегаспоры, полушаровидная или слегка заостренная, слабо обособленная, лопасти короткие, тупые, поверхность у бо́льшей части экземпляров ровная, матовая, у единичных — видны полые бугорки по краю. Середина мегаспор умеренно или сильно раздута, настоящих звездчатых площадок нет, хотя место их обозначено небольшими ямками или вздутиями, поверхность белая, матовая, у большей части экземпляров равномерно покрыта небольшими бугорками. Основание закруглено, реже слабо заострено, у большей части экземпляров не обособлено, поверхность, как и в середине, но скульптура грубее.

Морфологически это очень продвинутый вид, утративший многие черты древних. Мелкие эллипсоидальные мегаспоры уже очень близки к таковым современной *S. natans*, хотя вся коллекция воспроизводит достаточно обособленный и вымерший вид.

Salvinia glabra Nikit. (табл. II, *16—18*) описана из плиоцена Кривоборья на Дону Воронежской обл. (Никитин, 1957 : 89, табл. I, *9—11*). По П. А. Никитину, мегаспоры этого вида 0.68—0.89×0.57—0.61 мм, большие, яйцевидные, белые, гладкие и почти гладкие. Основание широко закругленное, переход в верхушку плавный, почти без плеча.

Никитин иллюстрирует этот вид одной мегаспорой, на которой не совсем ясно видно, что поверхность середины несколько неровная. В моей коллекции из Кривоборья мегаспор этого вида немного, все они вполне сходны с типовой мегаспорой, но бо́льшая их часть характерно скульптирована небольшими ямками, равномерно рассеянными по поверхности середины, меньшая часть — гладкие. В коллекции из Матанова Сада на Дону в Ростовской обл. (Дорофеев, 1966 : 38, рис. 1, *1—5*) почти все мегаспоры с ямками на поверхности. Такие же мегаспоры в массе представлены в коллекции из Холмеча на Днепре Гомельской обл., где много крупных (до 0.9 мм), бо́льшая часть ямчатых, у некоторых основание приплюснуто донышком, обломки сорусов только одного типа с мега- или микроспорангиями. Вид очень интересный, исключительно плиоценовый, широко распространенный на Русской равнине (Татария, Башкирия, Воронежская, Липецкая, Ростовская области и Белоруссия).

Salvinia tuberculata Nikit. (табл. II, *13—15*) описана из плиоцена Кривоборья на Дону Воронежской обл. (Никитин, 1957 : 88, табл. 1, *7*, *8*). Сорусы однополые. Мегаспоры, по Никитину, 0.68—0.76×0.42—0.45 мм, овальные, середина раздута до шаровидной. Верхушка небольшая, обособлена резко. Основание сужено и оттянуто. Поверхность середины с овальными бугорками, отстоящими или соприкасающимися, число бугорков 5—6 на наибольшей ширине.

Исключительно плиоценовый вид, широко распространенный в Европе и Западной Сибири. В моих сборах из плиоцена Кривоборья масса мегаспор. Преобладают крупные (0.75—0.9×0.45—0.65 мм), но немного и мелких (0.55—0.65×0.35—0.45 мм), отличающихся более резкими, плотнее расположенными бугорками в середине. Интересно, что крупные мегаспоры найдены, кроме Кривоборья, еще в Холмече на Днепре Гомельской обл., где преобладают мелкие. В остальных коллекциях (Татария, Башкирия, Липецкая и Ростовская области) представлены только мелкие мегаспоры, поэтому возможно, что под этим названием скрываются 2 вида, из них вид с более крупными мегаспорами — несколько древнее, а с мелкими — моложе, доживающий до самого конца плиоцена. В моей коллекции есть один обломанный, но обоеполый сорус с мегаспорангиями и массулами, П. А. Никитин же описывает раздельные (однополые) сорусы. Такие же раздельные мега- и микросорусы описаны из плиоцена Хагенау в Эльзасе (Nötzold, 1963, Taf. I, *1—9*).

Рассмотренные виды фиксируют лишь поздний этап развития группы настоящих сальвиний в Европе и Западной Сибири, хотя в конце олигоцена и в течение всего миоцена род еще процветал на этой территории. Для понимания истории рода более существенны данные из раннетретичных отложений, но их пока еще нет. В палеогене секция *Salvinia*, представленная булавовидными, сильно скульптированными мегаспорами, была еще тесно связана с более древней в целом секцией *Cerebrata* и, вероятно, отошла от нее боковой ветвью. Но, возможно, разные группы церебратных сальвиний в разное время дали несколько ветвей. Однако все эти предположения чисто умозрительные, а фактических данных, подтверждающих или опровергающих их, еще нет. Также трудно представить реальные отношения между описанными видами, так как исходные их типы неизвестны, а проявились они в ископаемом виде в достаточно большом разнообразии и, очевидно, происходят от дифференцированных групп.

По величине ископаемые мегаспоры различаются незначительно. Какой-либо определенной направленности в развитии нет, так как мелкие мегаспоры характерны для олигоценовой *S. aspera* и для плейстоценовой и современной *S. natans*. Более крупны мегаспоры миоценовых видов, наиболее крупны они у плиоценовых *S. glabra*, *S. tuberculata*.

В отложениях конца олигоцена Западной Сибири встречаются главным образом булавовидные мегаспоры. Эллипсоидальные мегаспоры более редки. В олигоцене Западной Сибири были две группы видов: группа *S. aspera* (мегаспоры мелкие, булавовидные, реже эллипсоидальные, слабо скульптированные) и группа *S. sibirica* (мегаспоры крупнее, булавовидные, сильно согнутые, резко скульптированные). В раннем миоцене Западной Сибири представлены группа с булавовидными мегаспорами (*S. clavata*) и группа с эллипсоидальными мегаспорами (*S. ornata*). У обеих групп мегаспоры согнутые, резко скульптированные. Булавовидный тип мегаспор, по-видимому, более древний, эллипсоидальный — продвинутый, более молодой, хотя булавовидные мегаспоры широко распространены в миоцене и встречаются как нетипичные у видов, в целом характеризующихся эллипсоидальными мегаспорами: у сибирских среднемиоценовых *S. irtyshensis*, *S. petri* и у европейских миоценовых же *S. tambovica*, *S. cinerea*, *S. trachytica*, *S. ruthenica*. Верхнемиоценовые и плиоценовые виды характеризуются только эллипсоидальными мегаспорами (*S. ovata*, *S. miocenica*, *S. sarmatica*, *S. tanaitica*, *S. glabra*, *S. tuberculata*). Исключением является верхнемиоценовая иртышская *S. nikitinii* (Дорофеев, 1963 : 70, рис. 7, *1—5*), соединяющая признаки настоящих *Salvinia* и видов из секции *Cerebrata*. Близкие формы встречались мне в верхнем миоцене Полтавской обл.

Для мегаспор олигоценовой сибирской *S. aspera* звездчатые площадки на боках нехарактерны, хотя у отдельных экземпляров они едва проявляются. Свидетельствует это о появлении нового признака или об его остаточности, сказать трудно, но у *S. sibirica* звездчатые площадки четки; хорошо развиты они у миоценовых сибирских видов *S. clavata*, *S. ornata*, *S. irtyshensis* и у тамбовских *S. tenera*, *S. tambovica*, *S. trachytica*. У более молодых видов *S. petri*, *S. ovata*, *S. miocenica*, *S. sarmatica* этот признак слабо развит, хотя еще встречается в зачаточном виде даже у плиоценовой *S. tanaitica*, а у плиоценовых *S. glabra*, *S. tuberculata* он исчезает полностью.

Скульптура поверхности ископаемых мегаспор очень разнообразна. Шероховатая поверхность с мелкими элементами скульптуры характерна для олигоценовой сибирской *S. aspera*. Сходный внешне тип скульптуры у плиоценовой *S. tanaitica*, хотя в целом это далекий вид от сибирского. Скульптура поверхности резкая у *S. sibirica*, *S. ornata*, *S. irtyshensis*, *S. cinerea*, *S. tambovica*, *S. trachytica*, но неодинаковая, у некоторых преобладают морщинки или продолговатые бугорки, у других — более короткие бугорки. Совершенно особая скульптура из ямок у плиоценовой *S. glabra*. Ямчатость поверхности, сочетающаяся с бугорчатостью, наблюдается у раннемиоценовой сибирской *S. clavata*, у *S. glabra* характерная скульптура из крупных ямок. Округлые, большие бугорки, такие характерные для плиоценовой *S. tuberculata*, могли быть унаследованными от миоценовых видов типа *S. rotundata*, у мегаспор которой они встречаются в нетипичном проявлении, или от редких бугорков у *S. miocenica*. Совершенно неповторима тонкая, очень изменчивая у каждого экземпляра скульптура поверхности *S. transcarpatica*. Мелкая бугорчатость, даже шероховатость поверхности *S. tanaitica* перешла к плейстоценовым видам Европы, близким к современной *S. natans*. Очень своеобразен по скульптуре поверхности и по общей форме мегаспор тамбовский миоценовый вид *S. rugosa*.

Изучение миоценовых сальвиний показывает, что европейские виды развивались независимо от сибирских и, очевидно, каждая группа вышла из особых европейских или сибирских форм олигоцена, но некоторый параллелизм в развитии все же замечается, что фиксируется наличием в Сибири и Европе близких видов:

S. aspera	
S. clavata	*S. tenera*
S. sibirica	*S. tambovica*
S. ornata	
S. petri	*S. trachytica*
	S. rotundata
	S. rugosa
S. irtyshensis	*S. cinerea*

S. ovata	*S. miocenica*
	S. crispa
	S. transcarpatica
	S. tanaitica
	S. glabra
	S. tuberculata

Чисто сибирскими видами являются *S. ornata*, *S. aspera*, *S. petri*. Специфически европейских видов несколько больше: *S. rugosa*, *S. crispa*, *S. transcarpatica*, *S. ruthenica*, *S. rotundata*, по-видимому, и *S. trachytica*. Европейские корреспонденты сибирских видов морфологически архаичнее, а по возрасту моложе, что естественно, так как в Европе они появлялись позже и сохранялись дольше. Вполне возможно наличие каких-то общих европейско-сибирских видов, но основная масса форм в европейской и сибирской флорах была особой.

Секция *Cerebrata* Dorof.

Salvinia cerebrata Nikit. ex Dorof.

(табл. II, *5—8*)

1962. Дорофеев, Мегаспоры, семена и плоды из трет. отл. Зап. Сибири, с. 370, рис. 63, *1—5*.
1963. Дорофеев, Трет. фл. Зап. Сибири, стр. 71, рис. 7, *11*, *12*.

Лектотип — Екатерининское на р. Абросимовке Омской обл., ранний миоцен, БИН № 525, Дорофеев, 1963, рис. 7, *12*.

Сорусы обоеполые (мега- и микроспорангии в одном сорусе). Мегаспоры 0.37—0.45 мм, кубаревидные. Верхушка слабо обособлена, чаще пирамидально-коническая. Лопасти сомкнуты, треугольные, одна из трех узкая. Тело самой мегаспоры первично шаровидное, но от сжатия в сорусе деформированное (вмятины или нерегулярные грани на боках). Поверхность желтовато-белая, блестящая, с грубыми, извилистыми морщинами. Микроспорангии 0.2—0.21 мм, первично шаровидные или эллипсоидальные, при фоссилизации сжатые до лепешковидных. Смоченные в спирте они становятся полупрозрачными и под микроскопом видны их пенистое строение, а также микроспоры округлой или овальной формы с гладкой поверхностью и трехлучевым рубцом.

Церебратные сальвинии широко распространены в третичных отложениях Сибири, Европы и Казахстана. Видов много, это большая группа (секция *Cerebrata*), различия между ними очень тонкие. Типичным видом секции будем считать *S. cerebrata* из раннего миоцена с. Екатерининского. Описаны и другие виды этой секции: из олигоцена Жаман-Каинды в Казахстане *S. turgaica* Dorof. (Дорофеев, 1963 : 172, рис. 1, *1—6*), из верхнего миоцена Лежанки на Иртыше в Омской обл. *S. cerebratella* Dorof. (Дорофеев, 1962 : 371, рис. 64, *1—5*; Дорофеев, 1963 : 71, рис. 7, 6—10); из сармата Одессы **S. ucrainica Dorof. sp. nov.** (Дорофеев, 1968 : 63, табл. I, *17—18*; рис. 3, *12—15*; designat. typi omissa), голотип — экземпляр, изображенный на рис. 3, 15, Дорофеев, 1968, l. c.; из мэотиса Одессы **S.maeotica Dorof. sp. nov.** (Дорофеев, 1968 : 65, табл. I, *19—21*; рис. 3, *16—18*; designat. typi omissa), голотип — БИН № 432-13, изображенный на рис. 1, *20* и рис. 3, *17*, Дорофеев, 1968, l. c. От всех названных видов *S. cerebrata* отличается более крупными мегаспорами с более грубыми морщинами на поверхности. Судя по уже собранным коллекциям, разнообразие секции *Cerebrata* на этом не заканчивается, других видов очень много, различаются они трудно, поэтому над группой в целом еще предстоит большая работа. Отметим, что значительная часть видов этой секции имеет раздельные сорусы. Но в Тамбовской обл. и ФРГ (Kempf, 1971, Taf. 16, *1*) этот вид представлен общими сорусами. Вполне возможно, что в Европе представлен лишь близкий вид. В коллекции из Тамбовской обл. несколько мегаспор, встречены они только в одном пункте у Вольной Вершины, скв. 33, гл. 61—63.

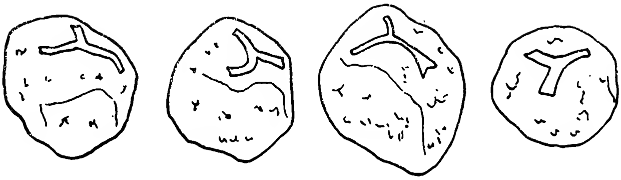


Рис. 3. *Salvinia* sp., мегаспоры, ×60. Селезни, Тамбовская обл., скв. 91, гл. 38—40, миоцен.

Salvinia sp.

(табл. II, *1—4*; рис. 3)

Мегаспоры 0.3—0.35 мм в диам., кубаревидные, по бокам слегка граненые, скорее от вмятин. Рубец на слегка приплюснутой верхушке, лучи его — канавки равной ширины с прокладками. Поверхность зеленовато-серого цвета, первично морщинистая, но выпуклые изгибы морщин сглажены, более четко выдаются понижения между ними.

Какой-то особый вид из секции *Cerebrata*, близкий к *S. cerebratella* и *S. maeotica*, мегаспоры которых несколько крупнее, с более обильными и тонкими морщинками. Встречается в миоцене Тамбовской обл. редко, остатки всегда единичны.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. Мегаспоры, семена и плоды из третичных отложений Западной Сибири. — Тр. Сибирск. НИИ геологии, геофизики и минерального сырья, 1962, вып. 22, с. 369—415. — *Дорофеев П. И.* Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 346 с. — *Дорофеев П. И.* Плиоценовая флора Матанова Сада на Дону. М.; Л.: Наука, 1966. 88 с. — *Дорофеев П. И.* Про мегаспори *Salvinia*, *Azolla* та *Pilularia* (*Salviniaceae*) із неогенових відкладів Україны. — Укр. бот. журн., 1968, т. 25, № 6, с. 63—71. — *Дорофеев П. И.* Новые виды рода *Salvinia* из третичных отложений Тамбовской области и Западной Сибири. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 3, с. 368—378. — *Никитин П. А.* Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 206 с. — *Шапаренко К. К.* История сальвиний. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 8, Палеоботаника, 1956, вып. 2, с. 5—44. — *Kempf E.* Elektronenmikroscopie der Sporodermis von Mega- und Mikrosporen der Pteridophyten—Gattung *Salvinia* aus dem Tertiär und Quartär Deutschlands. — Palaeontographica, 1971, Bd 136, Abt. B, S. 47—70. — *Nötzold T.* Fossile Pflanzenreste aus plio-pleistozänen Grenzschichten der Elsaß. — Monats berichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften, 1963, Bd 5, Hf 8/9, S. 535—548.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 VI 1986.

SUMMARY

Six new species of *Salvinia* are described according to their fossil megaspores. The problems of the morphology of the latter and the relations of the fossil *Salvinia* species are discussed. Megaspores, massulae and even intact sori can be found in tertiary deposits of Europe and Siberia, beginning from Eocene, but the history of the genus is much more older. The fossil deposits are easily divided into two large groups, which the author (Dorofeev, 1963, p. 66) named *Salvinia* section (megaspores are ellipsoidal, ovoid and oblong) and *Cerebrata* section (megaspores are short, globose and peg-toped). The taxanomical rank of the sections established perhaps is higher — subgenera or genera. Intermediate forms are also known, thus linking these isolated groups, developing undependently for a long time. *Cerebrata* section is probably older, which is proved by the complete extinction of its representatives on the territory of the USSR by the end of Miocene.

УДК 582 : 632.937.2 : 575.3/.7

Ю. П. Кожевников

ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДОВ И ЕЕ ОТРАЖЕНИЕ В СИСТЕМАТИКЕ РАСТЕНИЙ[1]

JU. KOZHEVNIKOV. POPULATION-GENETIC VARIABILITY OF SPECIES AND ITS REFLECTION IN PLANT SYSTEMATICS

Полиморфизм так называемых сборных видов является естественной формой их существования во времени и пространстве. С точки зрения популяционной генетики, не оправдано дробление видов до максимально сходных совокупностей особей, представляющих генетические линии (аллеломорфы), которые могут различаться между собой экологически и географически.

В данной статье, написанной для систематиков растений, приведены доводы для использования генетической концепции вида. Эта концепция основана на главных законах генетики, оказавшихся вне поля зрения большинства отечественных систематиков, в результате чего напрасно описано огромное число видов, представляющих лишь формы внутри- и межпопуляционной их изменчивости.

Основная задача систематики заключается в идентификации природных таксонов. В этом процессе особая роль принадлежит установлению видов (дискретных биологических единиц), с одной стороны, являющихся результатом эволюции определенных филетических ветвей, с другой — представляющих низшую категорию таксономической иерархии. Систематики различают виды в основном морфологически, по фенотипам. При этом, чем больше накапливается материала по тому или иному виду и чем «острее» становится глаз систематика, включая опыт предшественников, тем явственнее вычленяются морфологически различающиеся совокупности особей в его пределах. Такие виды у систематиков считаются «сборными» и в дальнейшем обычно разделяются на ряд отдельных видов. Теоретически подавляющее большинство систематиков признает вариабельность вида. Однако на практике часто побеждает искушение выделить в ранге вида совокупность особей, отличающихся от других хотя бы одним признаком. При этом диагнозы вновь устанавливаемых видов нередко содержат исчерпывающее описание образцов, принятых за типовые. И только аналитическое изучение больших выборок убеждает в том, что подлинное отличие двух близких видов заключается лишь в одном свойстве, т. е. одному виду присущ какой-то один признак, а другому — иной признак того же свойства. Таким свойством, например, могут быть характер зубчатости листа, наличие железистого опушения на чашечках или вообще на растении, наличие простого опушения на плодах и т. п. Немаловажное значение отводится географической выборке, с которой имеет дело систематик. Известно много случаев, когда исследователь, описав какую-то региональную популяцию в качестве вида и обратившись затем к материалам аналогичных популяций из других районов, но относимых к другому виду, в конечном счете сводил все эти популяции в один вид. Немало случаев и обратного, когда исследователь, сопоставляя ограниченные выборки из разных районов, различал два вида вместо одного, полагая, что промежуточные формы являются либо недоразвитыми, либо гибридами.

---

[1] Материал этой статьи был доложен на Юбилейной сессии ученого совета Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (декабрь, 1981) и на секции флоры и растительности ВБО (март, 1982).

Используя морфолого-географический метод Веттштейна, систематики иногда делали больший упор на географию, чем на морфологию. Распространение вида нередко фигурировало в качестве диагностического признака и использовалось в ключах для определения видов. Так, собрав образцы дриады на Кавказе или Алтае, ботаники могли, не определяя их, считать, что в первом случае они имеют дело с *Dryas caucasica* Juz., во втором — с *D. oxyodonta* Juz. E. Hultén (1959) в обработке рода *Dryas* не признал видовой обособленности кавказской и алтайской популяций, но это не привлекло должного внимания большинства флористов. Понизив ранг обеих популяций, Hultén, однако, не установил, что, помимо растений, действительно свойственных Кавказу и Алтаю, там более или менее обычны и растения, неотличимые от типовой расы, т. е. *D. octopetala* L. И это не случайно, поскольку Hultén оценивал популяцию в целом. Например, характеризуя *D. octopetala* var. *pilosa* Bab., он отметил, что к этой разновидности относятся популяции, часть растений в которых не имеет на нижней стороне листа перистых волосков. Подобный подход существует и при использовании «правила 75 %» при выделении подвидов у зоологов: популяция принадлежит определенному подвиду, если 75 % составляющих ее особей обладают характерным для этого подвида отличием. Те же 25 % особей, которые не обладают этим отличием, относятся к данному подвиду как бы «за компанию». Такая алогичность в общем мудрого правила объясняется односторонним отношением к подвиду как к географически замещающей расе. «Правило 75 %» может быть использовано и при описании подвидов у растений, а в ряде случаев оно хорошо согласуется по крайней мере на отдельных территориях с уже выделенными подвидами. Стоит обратить внимание на то, что оно касается популяционной изменчивости.

Вопросы популяционной изменчивости не могут не привлечь внимание, когда в природе приходится сталкиваться со случаями произрастания особей двух близких видов вперемежку друг с другом, тогда как в иных случаях эти же виды образуют чистые популяции. Казалось бы, в этом нет ничего удивительного. Однако когда мы проанализируем отличия двух морфологических совокупностей, которые составляют одну локальную популяцию и которые по диагностическому признаку мы должны считать самостоятельными видами, то легко убедимся, что эти совокупности различаются только по диагностическому признаку. В качестве примера можно назвать *Filipendula denudata* (J. et C. Presl) Fritsch. Это форма *F. ulmaria* (L.) Maxim. с голой нижней поверхностью листьев. В незначительном количестве она, вероятно, часто или даже всегда присутствует в локальных популяциях *F. ulmaria*. Во всяком случае, мы обнаружили ее в сотнях локальных популяций в разных областях, но никогда не встречали популяций, состоящих только из *F. denudata*. Обычно в популяциях обнаруживаются также и переходные формы от *F. ulmaria* к *F. denudata*, т. е. имеющие более или менее разреженное опушение на нижней стороне листьев. Все это свидетельствует о том, что *F. denudata* не является видом. Казалось бы, что ботаники давно должны сделать данное заключение, поскольку растение это весьма банальное, но в новейших «Флорах» и «Определителях» неизменно приводится *F. denudata*, хотя это противоречит закону Жордана, который гласит, что два близкородственных вида совместно не произрастают. Впрочем, в обход этого закона иногда используется следующий аргумент: сходные виды способны существовать совместно, если их сходство чисто внешнее, конвергентное, но генетически они разные, так как произошли в разных областях. В этом отношении показателен пример с *Pyrola grandiflora* Radius и *P. incarnata* (DC.) Freyn, которые в северных районах Азии нередко встречаются бок о бок. Чтобы избежать противоречия с законом Жордана, *P. incarnata* выводили из Америки, называя ее *P. asarifolia* Michx., что, впрочем, приоритетно. Лишь недавно А. К. Скворцов (1980) признал оба этих вида не только за один, но еще и не отличающийся в видовом статусе от *P. rotundifolia* L., хотя все три названия относятся к группам растений, имеющим некоторую морфологическую специфику и довольно существенную географическую определенность.

Число подобных примеров поистине огромно. Это говорит о том, что в систематике высших растений уже много десятилетий основные усилия направлены на поиски отличий одних растений от других, вместо того чтобы эти усилия в равной мере сочетать с оценкой сходства и со взаимоотношением растений в популяциях разного ранга. Работа исключительно с гербарием может не способствовать выяснению истинных отношений между растениями, признаваемыми за разные виды. Так, на гербарный лист невозможно поместить несколько растений *Filipendula ulmaria* и вряд ли кто стал бы отягощать свою папку несколькими растениями лабазника из одной локальной популяции. По воле случая из популяции может быть взят образец либо с опушенными снизу, либо с голыми листьями, и накопление материала приводит к тому, что его можно разложить на две кучи, различающиеся по одному свойству. Такие, с позволения сказать, кучи нередко обретают статус вида, который начинает свой путь по ботаническим изданиям.

Объяснение, почему в локальных популяциях часто содержится несколько форм, дает популяционная генетика, которая базируется на классической или менделевской генетике. Популяционная генетика представляет статистику менделевской генетики, согласно которой признаки определяются участками хромосом, и, как установлено в последние десятилетия, участками ДНК — генами. Важно подчеркнуть корпускулярную природу генетического материала, что, как известно, впервые установил настоятель августинского монастыря в Брно Грегор Мендель. Второе его открытие, как и первое, именуемое теперь законом Менделя, состояло в доказательстве независимости наследования признаков друг от друга. До конца прошлого века существовало представление о слитной наследственности. Еще Ч. Дарвин (1859, цит.: по 1909) хорошо понимал, что слитная наследственность должна уменьшать изменчивость организмов в чреде поколений, но наблюдения в природе свидетельствуют о том, что высокий уровень изменчивости поддерживается с помощью какого-то неизвестного механизма. В 1900 г., когда сразу три исследователя независимо друг от друга переоткрыли законы Менделя, природа этого механизма прояснилась.

Еще недавно в понятие «полиморфизм» вкладывали то содержание, которое вытекает из перевода этого термина на русский язык, т. е. многоформность, включая сюда и генетическую, и модификационную изменчивость, и мутации. Теперь понятие «полиморфизм» стараются ограничить только генетической изменчивостью. По В. Гранту (1980), «полиморфизм — это такая изменчивость в локально скрещивающейся популяции, которая проявляет четко выраженное или резкое менделевское расщепление» (с. 29). Э. Майр (1971) отметил, что полиморфизм нередко контролируется одним геном, наследуемым в соответствии с простыми менделевскими правилами, которые означают следующее. Каждый ген диплоидного организма включает два аллеля,[2] которые во время мейоза расходятся в разные гаметы, а когда при оплодотворении восстанавливается диплоидный набор хромосом, то в зависимости от родителей каждый ген может оказаться в трех состояниях: доминантной или рецессивной гомозиготы, или гетерозиготы. В случае, когда доминирование одного аллеля над другим неполное, соответственно образуются три признака одного свойства. Например, край листа может быть цельным, зубчатым или зубчатым наполовину, как на рис. 1, который представляет признаки признаваемых трех видов рода *Dryas*. Когда доминирование полное, то гетерозигота по данному свойству не отличается от доминантной гомозиготы и в популяции обнаруживаются две формы, обычно признаваемые за самостоятельные виды. Естественно, что видами они не являются; такие формы называются генетическими линиями или аллеломорфами. В определенном смысле они аналогичны сортам культурных растений, так как существуют на основе одного генофонда. Согласно У. Уильямсу (1968), два аллеля одного и того же гена определяют

---

[2] В отечественной литературе аллелем или аллелью обычно называют одно из состояний гена, что вносит неясность, поскольку у каждого организма состояние это определяется двумя (у диплоидов) или несколькими (у полиплоидов) аллелями.

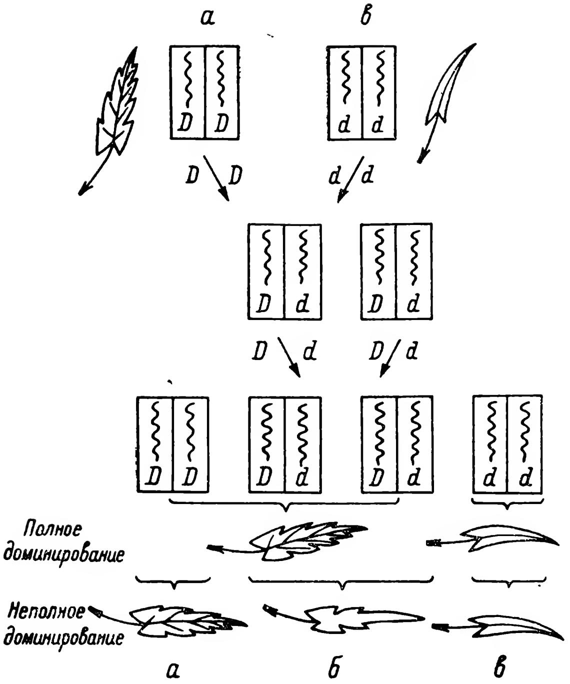


Рис. 1. Расщепление признаков края листа по одному гену.

D — доминантный аллель, *d* — рецессивный аллель; *а* — *Dryas crenulata*, *б* — *D. chamissonis*, *в* — *D. integrifolia*.

разные признаки у разных особей просто потому, что они отличаются один от другого по функции. По Уильямсу, экспериментально доказано, что антоциановая и белая окраски зерен у пшеницы определяются функциями аллелей одного гена. В этой связи нельзя не отметить, что имеется целый ряд видов, отличающихся от ближайшеродственных лишь антоциановой окраской каких-либо частей цветка (например, упоминавшаяся *Pyrola incarnata*). Пары генетических линий, различающихся по морфологии, но встречающихся совместно, обнаруживаются в разных природных областях. В Средней Азии к ним относятся, например, *Silene odoratissima* Bunge и признаваемая ранее за вид *S. olgiana* B. Fedtsch., различающиеся шириной листьев; в Сибири — *Arenaria capillaris* Poir. и *A. formosa* Fisch. ex Ser., различающиеся наличием железистого опушения на чашечках у *A. formosa*; в Ленинградской обл. — *Drosera rotundifolia* L. и *D. anglica* Huds., различающиеся формой листьев. Примеров таких существует очень много.

По частоте фенотипов можно в пределах ареала вида составить представление, какой признак является доминантным, а какой — рецессивным. Частота — это основной фактический материал для популяционной генетики. Важно отметить, что развитие этой науки позволяет теперь видеть распределение признаков одного свойства по фенотипам, не прибегая к гибридологическим анализам, а по соотношениям фенотипов (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Естественно, что гибридологический анализ при этом своей роли не утратил, так как он позволяет наиболее достоверно выявить аллельную обусловленность признаков одного свойства, а также корреляцию признаков разных свойств. Однако при полевых исследованиях этот анализ не может быть использован. Изучение эволюции естественных популяций пока еще вынуждено ограничиваться простыми наблюдениями. Качество наблюдений зависит от понимания механизмов передачи наследственности и ее реализации в потомстве, скрытых от непосредственного созерцания. Такое понимание и обеспечивают начала популяционной генетики, вкладывая тем самым генетическое содержание в осознание сущности видов. Популяционная генетика явилась тем перекрестком,

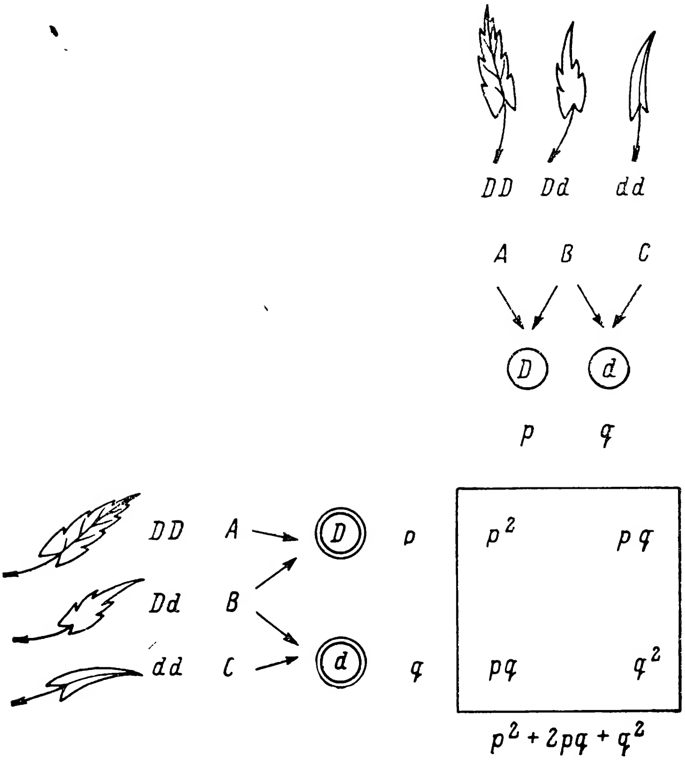


Рис. 2. Схема скрещивания при панмиксии.

DD, *Dd*, *dd* — генотипы; *A*, *B*, *C* — частоты генотипов; *D*, *d* — гаметы или аллели; *p*, *q* — частоты аллелей. В прямоугольнике заключен результат случайного слияния гамет или, что то же самое, случайное объединение аллелей, которое определяет, какой признак данного свойства проявится в фенотипе.

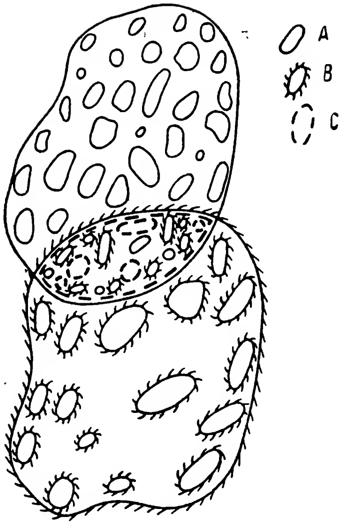
где состыковывались дарвиновская теория эволюции и классическая (менделевская) генетика, развивавшиеся более полувека в противоречии.

Рассмотрим случай, когда в локальной популяции имеются три фенотипа, т. е. доминирование неполное. На рис. 2 показан простейший способ учета типов скрещивания при панмиксии, т. е. случайном, равновероятном скрещивании и одинаковой активности всех гамет. Здесь обозначены генотипы, адекватные фенотипам на рис. 1 (но могут быть и другие генотипы). Суммарный результат представляет частоту соответствующих фенотипов, которые полностью определяются частотами генов. Этот же результат можно получить путем весьма несложных расчетов, но показанный способ, взятый из книги Ч. Ли (1978), особенно нагляден тем, что, не используя математики, мы получаем фундаментальную математическую закономерность — бином Ньютона. Результирующее выражение при случайном скрещивании в локальных популяциях имеет значение закона в популяционной генетике, называемого законом Кастла—Харди—Вайнберга, по именам трех исследователей, доказавших его независимо друг от друга, а сами популяции называются равновесными.

Обнаружение таких популяций в природе свидетельствует о том, что вместо двух принимаемых ранее видов мы имеем дело с двумя формами одного вида, а формы различаются по одному свойству благодаря различным сочетаниям аллелей. Когда, например, в локальной популяции обнаружено соотношение форм 100 : 400 : 400, то эта популяция равновесна, так как данное соотношение можно представить в виде $10^2+2\cdot10\cdot20+20^2$. Если произошло какое-то воздействие на популяцию, например изменились условия среды, то уже через одно поколение популяция достигает нового равновесия и не выходит из него, пока снова не произойдет изменение условий обитания. *Равновесные локальные популяции, в которых доминантные и рецессивные гомозиготы находятся приблизительно в равном соотношении, указывают на опти-*

Рис. 3. Вариант взаимоотношений ареалов аллеломорф *A*, *B* и *C*.

«Островки» — локальные популяции соответствующих аллеломорф.



мальные экологические условия существования данного вида, так как это говорит о равном давлении отбора по отношению ко всем аллеломорфам, что отвечает принципу биологического плюрализма, а отсюда — устойчивости системы (в данном случае популяции). Но генетические линии, слагающие локальные популяции в области оптимума, могут различаться по экологическим требованиям. Считается, что влияние среды на гены, определяющие какой-либо признак, осуществляется через посредство особых генов — модификаторов (Меттлер, Грегг, 1972, и др.). Экологическая избирательность форм, обусловленных определенным сочетанием аллелей, во многих случаях привела к тому, что и географическое распространение этих форм оказывается весьма различным. Таким образом, надо полагать, что при неполном доминировании получается 3-компонентная схема (рис. 3), в которой краевые части представляют ареалы гомозигот, а срединная часть — ареал гетерозиготы.

Такая же 3-компонентная схема характеризует явление гибридизации, т. е. краевые части представляют ареалы видов, а срединная часть — зону гибридизации. Когда ботаники выявляют такую 3-компонентную схему, то обычно интерпретируют ее как результат гибридизации. В случае хорошо обособленных видов это действительно так. Когда же речь идет о «сомнительных» видах, 3-компонентная схема находит более удовлетворительное объяснение с позиции популяционной генетики — расхождением генетических линий. Собственно выявление 3-компонентной схемы часто служит систематикам основанием для признания таксонов с частично перекрывающимися ареалами в ранге видов, сколь бы скудна ни была их морфологическая обособленность. Из вышесказанного ясно, что «географическая определенность» не может быть критерием вида, так как таковой обладают и части вида (внутривидовые подразделения). Отметим, что доказательства гибридизации в таких случаях отсутствуют. Далеко не всегда можно привести также генетические доказательства географической дифференциации аллеломорф, как это сделано, например, для *Spergula arvensis* (Briggs, Walters, 1969). Как и в случае гибридизации, географическая дифференциация аллеломорф представляет собой гипотетическую схему, основанную на отдельных хорошо изученных ситуациях, принимаемых за модельные. Такая дифференциация, по нашему мнению, более соответствует биологической стратегии растений, чем гибридизация. Косвенными доказательствами географического расхождения аллеломорф являются наличие форм из краевых частей 3-компонентной схемы[3] в ее срединной части (что свидетельствует о выщеплении гомозигот при скрещивании гетерозигот) и отсутствие формы, характерной для срединной части схемы в ее краевых частях (так как скрещивание только одной гомозиготы по данному свойству не может дать гетерозиготу по этому свойству). Заметим, что генетическая обусловленность признаков нередко устанавливается именно по фенотипам (Левонтин, 1978).

В качестве примеров, когда 3-компонентная схема представляет географическую дифференциацию в пределах одного вида (т. е. когда расходятся гетерои гомозиготы), можно назвать *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. и его подвид subsp. *dickieana* (R. Sim) Hyl., *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. и его подвид subsp. *cajanderi* (Mayr) Ju. Kozhevn., *Dryas integrifolia* Vahl и его подвид subsp. *crenulata* (Juz.) Ju. Kozhevn., *Festuca rubra* L. и его подвид subsp. *arctica* (Hack.) Govor., *Caltha arctica* R. Br. и его подвид subsp. *caespitosa* (Schipcz.) Khokhr. и многие другие северные виды, природные популяции которых нам довелось видеть. Некоторые литературные примеры со всей очевидностью относятся к этой же категории явлений. Так, И. Т. Васильченко (1953), изучивший формы *Draba nemorosa* L., отметил их различия по экологии и географии и разное отношение систематиков к этим формам (очень, кстати, показательное), которые различаются лишь тем, что у одной формы стручочки голые, а у другой — опушенные. Очевидно, в данном случае имеет место расхождение сочетаний аллелей, каждое из которых в общем соответствует определенным экологическим, а в конечном счете и климатическим условиям. Сам Васильченко резюмировал результаты своего исследования следующими словами: «Можно предположить, что в данном случае мы наблюдаем изменения растительных организмов более глубокие, нежели это обычно принимается для разновидностей» (с. 59). Этот случай хорошо соответствует ситуации у *Spergula arvensis* в Европе. J. New показал, что характер поверхности семян (гладкие или папиллозные) у этого вида определяется одним геном с неполным доминированием. Растения с гладкими семенами менее устойчивы к высоким температурам и низкой влажности, чем растения с папиллозными семенами. Этим обусловлено их различное распространение (Briggs, Walters, 1969). Другим хорошим примером служит соотношение двух видов сосен в США — *Pinus monophylla* и *P. edulis*, из которых первый имеет в пучке 1 хвоинку, а второй — 2 или 3 (Trombulak, Cody, 1980). В юго-восточной Калифорнии их ареалы перекрываются, и здесь широко распространены деревья и с 1, и с 2—3 хвоинками в пучках. Авторы пришли к выводу, что это результат гибридизации, однако, судя по их данным, возможна иная интерпретация, а именно, что названные виды сосен представляют собой только генетические (аллельные) расы одного вида, согласующиеся со схемой рис. 3. При расселении вида происходит сегрегация генетических линий (аллеломорф), т. е. на новые территории распространяются не все формы, существующие в области оптимума. Именно поэтому на периферии своего ареала в каждом данном районе вид обычно почти не варьирует. Сегрегация происходит и при изменении климата на территории, заселенной несколькими формами. Одна за другой эти формы выпадают, пока не остается одна.

---

[3] В природе ареалы аллеломорф нередко соответствуют 2-компонентной схеме, в которой одна часть включает доминантную гомозиготу и гетерозиготу (иногда дифференцированные полностью или частично экологически), а другая — рецессивную гомозиготу.

Уменьшение полиморфизма вида на периферии ареала, связанное с ослаблением потока генов, приводит к тому, что там могут проявиться в фенотипе мутации, которые в глубине ареала этого вида, как правило, находятся в рецессиве и в фенотипе не проявляются. Вероятно, это вызвано тем, что рецессивные гомозиготы по мутантному гену не способны существовать в тех условиях, в которых возникла мутация, но на периферии ареала условия могут благоприятствовать именно данной мутации и не благоприятствовать исходному фенотипу. Такие мутации способны существовать тысячелетия, и, по мере того как гены-модификаторы закрепляют баланс нового генотипа, он перестает быть мутантным. Приблизительный возраст некоторых прошлых мутаций можно установить по реликтовым местонахождениям их носителей. Так, совершенно очевидно, что в Северной Корее дриада является мигрантом времени максимального оледенения в среднем плейстоцене. Ее популяция там изолирована. Она была выделена как особый вид *Dryas nervosa* Juz., поскольку, кроме того, что она изолирована, листья у ее растений имеют на верхней стороне характерные стебельчатые железки. Наличие этих железок и свидетельствует о мутации, проявившейся в фенотипе на периферии ареала дриады много тысяч лет назад. Где произошла эта мутация, можно только гадать, но во всяком случае она произошла не на месте, т. е. не в Северной Корее, потому что такая мутация изредка обнаруживается и в других областях, например, она найдена и на растениях, собранных близ Воркуты, в Забайкалье, на Саяне.

До сих пор говорилось об одном свойстве, включающем два или три признака, но формы могут различаться и по нескольким свойствам, тогда возникает ситуация, при которой какая-то совокупность растений внешне как будто существенно отличается от другой совокупности, но сформулировать отличия оказывается делом сложным, поскольку признаки, что называется, плывут. Одно из объяснений этого явления состоит в том, что комбинирование аллелей в тот или иной ген не зависит друг от друга, и признаки разных свойств поэтому не скоррелированы. При составлении определительных таблиц этот момент нередко не учитывается и получается так, что, определяя растения, можно зайти в тупик, потому что один признак отвечает тезе, другой — антитезе, как например в случае с *Arenaria formosa* и *A. capillaris* во «Флоре СССР» (1936). Многие виды, называемые агрегатами, представляют собой целый веер форм, дивергирующих по разным направлениям в пространстве в сочетании с различными комбинациями аллелей в разных генах (*Silene tenuis* Willd., *Oxytropis nigrescens* (Pall.) Fisch., *Cerastium mutabile* Gren., *Stellaria longipes* Golde, *Saxifraga bronchialis* L., *S. flagellaris* Willd. и др.).

Исследование корреляции признаков — важный момент в систематике растений. Уже давно известно, что каждый признак фенотипа определяется не одним геном, а некоторой их совокупностью и что каждый ген влияет на выраженность нескольких признаков. Эта точка зрения многократно подтверждена на дрозофиле, и зоологи усиленно утверждают, что формула «один ген — один признак» должна быть сдана в архив. По-видимому, так оно и есть, и использование этой формулы полезно только для начального осмысливания механизма передачи наследственности и ее отражения в фенотипах. С другой стороны, нужно, конечно, учитывать, что интеграция генотипов в животном мире выше, чем в растительном. Это следует из того, что изменчивость видов растений (даже в самом узком понимании категории «вид») намного шире, чем у видов животных (в некоторых классах, например у птиц, индивидуальные отличия представителей одного вида могут быть выражены столь слабо, что человек различает отдельные особи с большим трудом даже через несколько лет наблюдений за ними). У очень многих видов растений диагностические признаки не скоррелированы между собой, хотя они, вероятно, скоррелированы с признаками, обычно не учитываемыми систематиками, например физиологическими или биохимическими. Впрочем, по словам Ли (1978), «доли зигот полностью определяются частотами генов независимо от того, как расположены эти гены — на одной и той же хромосоме или нет. . . Два признака, контролируемые двумя парами сцепленных генов, распределяются совершенно независимо» (с. 163). Это утверждение Ли противоречит представлениям многих других авторов, начиная с Т. Моргана; его открытие эффекта сцепления генов называют одним из великих открытий в биологии. Но во всяком случае сцепление генов с половыми хромосомами существует. У двудомных растений мужской пол определяется, как у мух и человека, *y*-хромосомой (иногда не одной), а женский — *x*-хромосомой; *y*-хромосома почти не несет генетической информации, так как состоит в основном из гетерохроматина. Вероятно, поэтому растения разного пола у двудомных видов различаются только генеративными органами.

Взаимодействие генов иногда обусловливает появление признаков, отсутствовавших у родителей. Хрестоматийным примером является *Lathyrus odoratus* L. с пурпурными цветками, который образуется при скрещивании растений с белыми цветками (Лобашев, 1967). При самоопылении растений с пурпурными цветками получается отношение 9 : 7, т. е. 9 растений с пурпурными и 7 с белыми цветками. Такое расщепление, называемое дигибридным, свидетельствует о том, что признак определяется сочетанием аллелей в двух генах, причем антоциановую окраску дает именно сочетание доминантных аллелей в обоих генах. Если же в одном из них присутствует только один доминантный аллель, а в другом — оба аллеля рецессивны, то цветки будут белые. Хорошо известно, как магически действует в природе на глаз ботаника разная окраска венчиков. Так и хочется увидеть еще какой-либо, хотя бы ничтожный, признак, отличающий растения с непривычной окраской венчиков от растений с привычной их окраской.

Между размерами локальной популяции и полиморфизмом в ней существуют определенные отношения. В крупной популяции полиморфизм значительнее, поскольку в ней интенсивнее поток генов. Это хорошо видно на насекомоопыляемых растениях. В крупных популяциях всегда много опылителей, а в мелких их мало. Известно также, что многие виды-перекрестники выработали в процессе эволюции способность к самоопылению на тот случай, если не произойдет перекрестное опыление. Самоопыление очень быстро ведет к гомозиготности; уже через 7—10 поколений популяция оказывается гомозиготной по большинству генов, что сильно снижает изменчивость в ней. Если при этом учесть слабую корреляцию диагностических признаков, а также то, что аллеломорфы даже по одному свойству могут заметно различаться, то естественно, что гомозиготы по большинству генов нередко будут иметь отличия, возбуждающие систематика.

П. Эрлих и Р. Холм (1966) отметили, что многие популяции, по-видимому, полностью гомозиготны, но они как будто не страдают от этого. Они могут и не страдать в условиях, которые благоприятны для данной формы, но зато, как только условия изменятся, популяция исчезнет целиком. Полиморфизм потому и существует, что в изменяющихся условиях то одна, то другая форма получает превосходство. То же самое наблюдается и в разных частях ареалов большинства видов, если ареалы охватывают различные в физико-географическом отношении территории, в том числе различные высотные пояса в горах. Если сравнивать, например, растения *Stellaria cherleriae* (Fisch. ex Ser.) Will. из степного пояса Монголии и Южной Сибири с растениями, обитающими в верхних частях гор, то, на первый взгляд, кажется, что между ними нет ничего общего, поэтому растения из высокогорий и были выделены как особый вид *S. petraea* Bunge. Между крайними формами существуют плавные переходы и наконец оказывается, что различаются эти крайние формы только развитостью. Рост и развитость растений могут быть как модификационными, так и генетически обусловленными, что доказал еще В. Иоганнсен в 1903 г. (Уильямс, 1968). Однако и генетически обусловленные различия в росте и развитости недостаточны для признания особых видов, если отсутствуют иные различия.

В природе можно столкнуться со случаями, когда наряду с совместным обитанием форм они обнаруживаются и в раздельных локальных популяциях, поскольку широта их экологической амплитуды может различаться. Такое различие и служит залогом того, что какая-то форма может мигрировать в те районы, которые малопригодны или вовсе непригодны для другой формы, и в конце концов формируется различие по частоте их встречаемости в разных районах или вообще по распространению. Выявляется все больше случаев, когда вид был выделен лишь потому, что в данном регионе преобладает одна из форм, которая и выделена в качестве особого вида. Так, среди растений *Saxifraga moschata* Wulf. из Европы и с Кавказа изредка встречаются образцы с одним цветком. В Сибири и Монголии последние преобладают, поэтому вся сибирско-монгольская популяция выделена как *S. terektensis* Bunge, хотя в ней встречаются растения с несколькими цветками на цветоносах. Все прочие признаки варьируют у европейских и азиатских растений одинаково, поэтому А. Энглер, первоначально признавший *S. terektensis*, впоследствии оценил ее только как разновидность. Однако нынешние флористы сохраняют видовой статус *S. terektensis*, не считаясь с мнением монографа рода Энглера.

При стрессовом воздействии, например при изменении климата в неблагоприятном направлении, популяции, как уже говорилось, истощаются, становятся мелкими и изолированными, в них идет гомозиготизация, в результате которой рецессивные аллели получают возможность проявиться в фенотипе. В таких популяциях происходит дрейф генов, т. е. случайное накопление генов, которые в больших популяциях не накапливаются. Имеются две точки зрения на связь дрейфа генов с отбором. Одна — дрейф генов согласован с отбором, другая — дрейф генов с отбором не связан, поэтому в отечественной литературе дрейф генов относят к генетико-автоматическим процессам. Нам представляется, что дрейф генов с отбором связан конечным результатом уже хотя бы потому, что летальные сочетания аллелей (синтетические летали Добжанского) не способны накапливаться, а будут устранены именно отбором. Наоборот, получившие численное преимущество сочетания аллелей сохраняются благодаря отбору, не уничтожившему их, хотя эти сочетания могут обусловливать менее адаптационно значимые признаки по сравнению с сочетаниями, устраненными в ходе дрейфа генов, т. е. сам дрейф с отбором не связан. Изучение внутри- и межпопуляционных соотношений фенотипов позволяет представить филогению родственных таксонов. Так, например, в Восточной Сибири широко распространен вид *Dryas crenulata* Juz., вместе с которым иногда встречается цельнолистная форма, известная как особый вид *D. integrifolia* Vahl. Судя по ее низкой частоте встречаемости, а главное, по меньшинству в популяциях, где имеются три формы по характеру края листовой пластинки (рис. 1), *D. integrifolia* представляет рецессивную гомозиготу по данному свойству. Родственные связи *D. crenulata* указывают на то, что зубчатый край листа определяется доминантным аллелем или блоком аллелей. Монографическое изучение рода *Dryas* (Кожевников, 1981), включающее анализ изменчивости, гибридизации, таксономию, филогению и рассмотрение палеогеографических условий, в которых происходили дифференциация рода и видов, а также их миграции, привело к сценарию, согласно которому в один из периодов существования Берингии *D. crenulata* мигрировала в Северную Америку, где распространилась до восточного побережья Гренландии. Изредка она обнаруживается там до сих пор, но все исследователи принимали ее там за гибрид *D. octopetala* и *D. integrifolia*. Однако у гибридов названных видов с нижней стороны листа обязательно должны быть перистые волоски, поскольку это признак *D. octopetala*, определяемый доминантным аллелем, а *D. integrifolia* и по этому признаку является рецессивной гомозиготой. Таким образом, доказано, что *D. crenulata* расселилась от Аляски до Атлантики. Следующее оледенение обусловило сильную разобщенность популяций, в которых происходил дрейф генов. Судя по тому, что *D. crenulata* сохранилась и поныне в Гренландии, мелкие популяции ее были разбросаны по всему северу Северной Америки. О том, что они подверглись отбору, свидетельствует тот факт, что на всем этом огромном пространстве взяла верх *D. integrifolia*, которая является генетической линией *D. crenulata*. Однако *D. hookeriana* Juz., населяющая Скалистые горы, и *D. alaskensis* A. Pors., распространенная на Аляске, вероятно, возникли только благодаря дрейфу генов. Обе эти дриады представляют расы *D. octopetala* и различаются лишь сочетанием железок и перистых волосков на листьях. О том, что это мог быть именно дрейф, свидетельствуют следующие факты. Небольшие ареалы *D. alaskensis* и *D. hookeriana* соприкасаются и даже налегают, а на севере и юге этих ареалов встречаются *D. octopetala* s. str. и ее раса с двумя типами железок на листьях. Во время дрейфа обе популяции утратили перистые волоски на нижней стороне листьев, а одна утратила еще один тип железок, сохранившийся у другой популяции. Отсутствие перистых волосков на нижней стороне листьев *D. octopetala* представляет признак, обусловленный рецессивной гомозиготой,[4] как это следует из изучения природных популяций номинальной формы этого вида и var. *pilosa*, которая была описана на Британских островах еще C. Babington (1843), затем выделена как особый вид *D. incisa* Juz. на северо-востоке Азии (Флора СССР, 1941), а потом еще раз поднята до статуса вида в Британии (Porsild, 1959). Исчезновение перистых волосков у дриад аляскинской и хукеровской свидетельствует о происходившей гомозиготизации.

Понимание эволюции изучаемых групп способствует пониманию их современных таксономических отношений и наоборот. Таксономические отношения предстают как временной срез филогенетического древа изучаемой группы. Используя понятия современной теории эволюции, в значительной мере основанной на популяционной генетике, и данные палеогеографии, мы постоянно корректируем получающуюся картину, пока не устраняем имеющиеся противоречия. При изучении ряда таксонов, представители которых не фоссилизируются, такой подход оказывается единственно возможным. Нужно отметить, что объяснение вариабельности видов с популяционно-генетической точки зрения находит слабое отражение не только в нашей, но и в зарубежной литературе по систематике. Все же в ряде работ, в частности американских авторов, этот подход реализуется. Так, W. Wagner и D. Jonson (1981) в статье, посвященной *Asplenium platyneuron*, смогли дифференцировать генетический полиморфизм и модификационную изменчивость в пределах данного вида. Они пришли к заключению, что это полиморфный и динамичный вид и в его рамках не требуется выделять даже разновидностей, хотя var. *incisa* по набору признаков вполне «сошла бы» за особый вид в глазах других систематиков, особенно если ее изучать по гербарию, а не в природных популяциях. Статья Wagner и Jonson может служить образцом использования представлений популяционной генетики в систематике. Она свидетельствует и о том, что основной задачей таксономии является изучение изменчивости, с тем чтобы определить рамки таксонов. Популяционная генетика не дает критериев вида, но четко показывает, что вид — это сложная единица, составленная морфологическими единицами более низкого порядка, которые определяются сочетаниями аллелей и которые могут существенно различаться. Полиморфизм вида — это характерное условие его процветания.

---

[4] Это заключение основано на той же логике, что и в случае с цельнокрайностью листа у *D. integrifolia*, т. е. по данному свойству имеется ряд «много—мало—нет». Элемент ряда «нет» представлен далеко не во всех локальных популяциях, но спорадически по всему ареалу. Элементы ряда «много» и «мало» составляют все локальные популяции, из чего и следует, что наличие перистых волосков, по всей вероятности, определяется доминантными аллелями.

По мнению многих ботаников и эволюционистов, изучение полиморфизма таксонов не относится собственно к систематике. В 1971 г. А. К. Скворцов предложил выделить науку гексономию, а в 1973 г. Н. В. Тимофеев-Ресовский с соавторами предложили выделить фенетику, которая, как и гексономия, призвана исследовать внутривидовую изменчивость на генетической основе. Однако исследование внутривидовой изменчивости подразумевает определенные морфологические рамки видов, которые также могут быть установлены лишь на генетической основе. Следовательно, в выделении какой-то особой науки об изменчивости нет необходимости, поскольку все, что такой науке предписывается, принадлежит систематике. Ведь на изучении вариабельности и корреляции признаков и зиждется определение ранга популяций. При этом особое внимание следует уделять изменчивости диагностических признаков в локальных популяциях, так как в них легко может быть прослежено менделирование этих признаков, если оно имеет место. При выявлении связи локальных, местных и региональных популяций упор должен делаться на сходство, а не на различие, так как изменчивость в рамках вида может быть весьма существенной (вспомним изменчивость Homo sapiens). Таким образом, границы видов определяются изнутри, через определение структуры, которая в каждом случае может быть особой, так как известно, что виды разнокачественны (по степени полиморфизма, возрасту, происхождению и т. п.). Всеобщих критериев вида, по-видимому, не существует. По замечанию Л. Меттлера и Т. Грегга (1972), «если бы мы могли найти действительно объективный, всеобъемлющий и практический критерий для определения вида, то эволюционная теория оказалась бы в опасности» (с. 47). Единственный, но не абсолютный критерий видов — это нескрещиваемость, поскольку каждый вид представляет сбалансированную систему генетического материала. Если два вида гибридизируют, отбор направлен против гибридов, которые нарушают баланс генов и дают ослабленное потомство (Айала, 1981). Смешения видов в природе, как правило, не бывает, бывает смешение форм одного вида, нередко дающих при скрещивании эффект гетерозиса. Эти формы целесообразно различать таксономически в рангах подвидов и разновидностей. По мнению некоторых исследователей, понятие «разновидность» изжило себя, так как утратило содержание. Однако это понятие утратило лишь то содержание, которое в него вкладывал Линней (растение, измененное почвой, климатом и т. д.). С позиций популяционной генетики понятие «разновидность», наоборот, можно принять как совершенно конкретное — это одна из генетических линий (аллеломорф), возникающая при перекомбинации аллелей. Подвид отличается от разновидности не степенью морфологических отличий, а ценопопуляционно. Подвидом является такая форма, которая встречается в природе в виде чистых локальных популяций наряду со случаями, когда она обнаруживается вместе с типовой формой. Ареал подвида может быть вложен в ареал типовой формы, но может и отличаться (рис. 4). Разновидность, с этой точки зрения, не образует чистых популяций, а всегда встречается только вместе

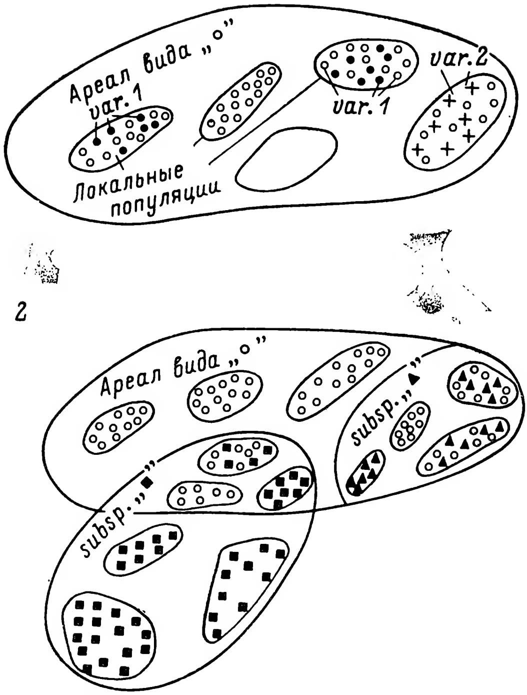


Рис. 4. Соотношение распределений в пределах ареала вида, его разновидностей (*1*) и подвидов (*2*).

с типовой формой. В генетическом отношении подвид может не отличаться от разновидности, представляя результат либо комбинационной изменчивости, либо полиплоидную форму, либо стабилизированную мутацию, а также бывшие виды, в настоящее время наполовину ассимилированные производными от них видами.

Популяционный подход к систематике предполагает установление биологических, а не так называемых таксономических видов. Противопоставление концепций биологического и таксономического видов, как известно, породило в отечественной систематике две школы, связанные с именами В. Л. Комарова и Н. И. Вавилова. Первая из них по существу являлась феноменологической, провизорной и соответственно допускала индивидуальное отношение систематиков к трактовке ранга таксонов. Вавиловская школа опиралась на генетику, но не приняла законченный облик, так как биологический код был открыт только 20 лет спустя после смерти Вавилова.

В настоящее время стало ясно, что огромное число таксономических видов относится к значительно меньшему числу биологических видов, являющихся современным этапом эволюции растений. Задачей современной систематики следует считать установление биологических видов со всей их внутренней структурой, с использованием элементарных представлений популяционной и сравнительной генетики. Развитие такого подхода позволит подойти к биологически обоснованной теории систематики, до сих пор не разработанной.

ЛИТЕРАТУРА

Айала Ф. Х. Механизм эволюции. — В кн.: Эволюция. М.: Мир, 1981, с. 33—66. — *Баранова Ю. П., Биске С. Ф.* Основные черты палеогеографии Берингии в дочетвертичном кайнозое. — В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 121—128. — *Вавилов Н. И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Саратов: Кн. изд-во, 1920. 36 с. — *Васильченко И. Т.* О формах *Draba nemorosa* L. — Бот. мат. (Ленинград), 1953, т. 15, с. 54—61. — *Грант В.* Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с. — *Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного подбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь. СПб., 1909. 404 с. — *Кожевников Ю. П.* Род *Dryas* L. и его история. — В кн.: Эколого-флористические исследования на реках Индигирке, Колыме и на северо-западе плато Путорана. Ч. 1. 1981, с. 202—222. Деп. в ВИНИТИ 17.11.81, № 5275—81 деп. — *Левонтин Р. С.* Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с. — *Ли Ч.* Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 555 с. — *Лобашев М. Е.* Генетика. Л.: Изд-во ЛГУ, 1967. 751 с. — *Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с. — *Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с. — *Мендель Г.* Опыты над растительными гибридами. М.; Пг., 1923. 71 с. — *Меттлер Л., Грегг Т.* Генетика популяций и эволюция. М.: Мир, 1972. 323 с. — *Оно С.* Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 220 с. — *Скворцов А. К.* Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики растений (некоторые соображения и предположения). — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1971, т. 76, вып. 5, с. 75—86. — *Скворцов А. К.* Сем. *Pyrolaceae* — Грушанковые. — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. 8. Л.: Наука, 1980, с. 95—105. — *Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В.* Очерк учения о популяциях. М.: Наука, 1973. 301 с. — *Уильямс У.* Генетические основы и селекция растений. М.: Колос, 1968. 448 с. — *Флора* СССР. Т. 6, 1936; Т. 10, 1941. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 954 с., 539 с. — *Шварц С. С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с. — *Эрлих П., Холм Р.* Процесс эволюции. М.: Мир, 1966. 330 с. — *Babington C. C.* Manual of British botany. London, 1843. 820 p. — *Briggs D., Walters S. M.* Plant variation and evolution. Wallop, 1969. 256 p. — *Hultén E.* Studies in the genus *Dryas*. — Svensk Bot. Tidskr., 1959, vol. 53, N 4, p. 507—542. — *Porsild A. E.* Dryas babingtonia, nom. nov. An overlooked species of the British Isles and Western Norway. — Bul. Nat. Mus. Canada, 1959, N 160, p. 133—145. — *Trombulak S. C., Cody M. L.* Elevational distribution of *Pinus edulis* and *P. monophylla* (*Pinaceae*) in the New York Mountains, Eastern Mojave Desert. — Madroño, 1980, vol. 27, N 2, p. 61—67. — *Wagner W. H., Jonson D. M.* Natural history of the Ebony spleenwort, *Asplenium platyneuron* (*Aspleniaceae*) in the Great Lakes area. — Canad. Field-Nat., 1981, vol. 95, N 2, p. 156—166.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 VII 1983.

SUMMARY

The main efforts in systematics of higher plants during the last decades were directed towards the discovery of differences between the plants. It will be more effective to combine this work with the estimation of likeness and relationship between plants in populations of different ranks. Many so-called closely related species are actually genetical lines (allelomorphs) of one species. This is proved by existence of local populations in which both allelomorphs coexist as a result of the Mendellian splitting. The balanced local populations with equal ratio of dominant and recessive homozygotes indicate the optimal ecological situation for a given species. In other regions the different allelomorphs are differentiated ecologically, that can be considered as a base of their different areas. Three-component scheme, in which species areas of two «closely related» species are partially overlapped, does not testify the drawing together of both species but indicates the divergence of one species allelomorphs. The varieties and subspecies should be defined not morphologically but coenopopulationary: the variety is an allelomorph always growing together with others and the subspecies is an allelomorph which forms pure populations though sometimes it is found side by side with others. The aim of modern systematics is the establishment of biological (genetical) species with their inner structure using the elementary ideas of populational genetics.

ТОМ 72 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1987, № 7

УДК 581.331.2 : 582.675 (541.35)

В. Ф. Тарасевич, Р. П. Чаудхари

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВ РОДА *ANEMONE* (*RANUNCULACEAE*) НЕПАЛА В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ

V. F. TARASEVICH, R. P. CHAUDHARY. PALYNOLOGICAL STUDY OF SPECIES OF THE GENUS *ANEMONE* (*RANUNCULACEAE*) FROM NEPAL IN CONNECTION WITH THEIR SYSTEMATICS

С помощью светового и электронных сканирующего и трансмиссионного микроскопов проведено сравнительное изучение морфологии пыльцевых зерен представителей рода *Anemone* из Непала, принадлежащих разным секциям. На основании строения апертур выделено 2 типа пыльцевых зерен: 3-бороздный и многобороздковый. Основным диагностическим признаком при различении видов является характер орнаментации экзины. Пыльцевые зерна большинства видов характеризуются мелкошипиковатой скульптурой с перфорациями. Особое своеобразие в скульптуре пыльцевых зерен, а также ультратонком строении экзины выявлено у *A. fuscopurpurea*, который выделен нами в самостоятельную секцию.

Установлено, что ряд видов имеет большое содержание деформированной и стерильной пыльцы, что указывает, по всей вероятности, на гибридизационные процессы в роде *Anemone*. Выявлено, что морфология пыльцевых зерен некоторых видов, изученных из разных частей их ареалов, свидетельствует об их внутривидовой изменчивости.

Систематики уделяли большое внимание изучению рода *Anemone* с начала прошлого столетия. Объем рода, число, объем и названия секций, входивших в его состав, в разных системах рассматривались неоднозначно. Впервые система рода *Anemone* была разработана A. P. de Candolle (1818) и основывалась на таких морфологических признаках, как строение семян, рассеченность листьев и характер цветков. Она насчитывала 6 секций, при этом род *Pulsatilla* включен в качестве двух самостоятельных секций. Позже E. Spach (1839) предложил свою систему рода, использовав еще один признак — строение корня. Он исключил секцию *Pulsatilloides*, впервые рассматривая её в качестве самостоятельного рода, и, укрупнив секции, выделил их 5, в том числе 3 новые. Позднее J. D. Hooker и T. Thomson (1855) описали дополнительно еще одну секцию — *Eriocephalus*. Предприняв морфологическое и анатомическое изучение рода *Anemone*, E. Janczewski (1896) распределил все виды в 11 секций и рассматривал его в широком объеме, включая роды *Pulsatilla*, *Barneoudia*, *Capethia* и *Knowltonia*.

Большая систематическая обработка рода в мировом объеме принадлежит E. Ulbrich (1906), который описанные им виды сопроводил картами ареалов. Он исключил роды *Pulsatilla*, *Barneoudia*, *Capethia*, хотя *Hepatica* оставил в качестве подрода в роде *Anemone*. Изучая систематику анемон СССР в объеме 41 вида, С. В. Юзепчук (1937) принял систему Ulbrich, но повысил ранг секций до ранга подродов. Позже ревизию системы рода *Anemone* предпринял M. Tamura (1967), который выделил 9 секций, среди них 3 новые. Согласно Tamura, исследованные нами виды, с точки зрения их пыльцевой морфологии, относятся к трем секциям: *Rivularidium*, *Oriba*, *Omalocarpus*.

Анемоны — многолетние травянистые растения с подземным корневищем, часто мясистым, цилиндрическим или клубневидным. Они широко распространены главным образом в северном полушарии, но заходят и в арктическую зону (*A. nemorosa* L., *A. sylvestris* L.), произрастают в лиственных, смешанных и хвойных лесах на склонах гор, альпийских и субальпийских лугах и равнинах. Среди них имеются эндемики с небольшими ареалами.

Видовой состав рода богат и насчитывает около 120 видов (Willis, 1973). Анемоны — красивые растения, которые интродуцируются и разводятся в садах как декоративные. Они опыляются насекомыми, посещающими их во время цветения ради пыльцы и меда.

Цитотаксономическое изучение анемон с древеснеющим корнем показало, что европейские виды имеют набор хромосом 2n=12, а у американских же видов набор хромосом 2n=16, редко 14, причем среди них встречаются диплоиды и тетраплоиды (Gregory, 1941).

Анемоны привлекали внимание не только систематиков, но и часто были объектом изучения палинологов, которые уделяли внимание исследованию морфологии пыльцевых зерен как отдельных родов сем. *Ranunculaceae*, так и семейства в целом. Типификация пыльцевых зерен видов рода *Anemone* основывалась главным образом на строении апертур. Это вполне понятно и объясняется тем, что исследование проводилось с помощью светового микроскопа. Пыльцевые зерна видов рода *Anemone* имеют мелкие размеры и однообразную шипиковатую скульптуру, при этом шипики очень мелкие и установить их форму и распределение по поверхности пыльцевых зерен не всегда удается, поэтому их часто палинологи описывали как бугорки. Получить правильное представление о скульптуре поверхности не только пыльцевых зерен представителей рода *Anemone*, но и родов, входящих в состав трибы *Anemoneae*, возможно только при исследовании их с помощью сканирующего электронного микроскопа.

Впервые монографическая обработка сем. *Ranunculaceae*, с точки зрения его пыльцевой морфологии, была выполнена M. Kumazawa (1936). Исследованные им виды рода *Anemone* были разбиты на 3 типа с двумя подтипами: Ia подтип включает виды с 3-бороздными пыльцевыми зернами, Iб — с 6—7-бороздными; II тип — с 12-бороздковыми пыльцевыми зернами; III тип — с поровыми (число пор более 10). Последующими исследователями подтипы Ia и Iб были возведены в ранг типов.

Сравнивая результаты палинологического исследования с систематическими данными, Kumazawa впервые обратил внимание на то, что типы пыльцевых зерен могут не соответствовать систематическим подразделениям. Он предположил эволюцию пыльцевых зерен на основании числа и строения апертур. Основным исходным типом он считал 3-бороздный, от которого произошли остальные. В том же году R. Wodehouse (1936) кратко описал строение пыльцевых зерен шести видов анемон и отнес их к двум типам: 3-бороздному и многопоровому. В литературе имеются описания пыльцы анемон из разных регионов. Пыльцевая морфология представителей сем. *Ranunculaceae* из Индии приводится в работе Vishnu-Mittre и B. D. Sharma (1963), которые на основании положения и очертания апертур, характера апертурных мембран и скульптуры поверхности экзины установили 13 типов. Пыльцевые зерна видов анемон отнесены к трем типам.

Большой интерес представляет работа китайских палинологов Си И-чжэна и Чжан Цзин-тана (1964), которые изучили пыльцу 47 видов анемон, произрастающих в Китае, и 20 зарубежных видов. Среди них есть виды, ареалы которых заходят и в Непал. Необходимо отметить, что все описанные виды сопровождаются хорошо выполненными микрофотографиями пыльцевых зерен. В результате исследования вышеназванных авторов установленные ранее Kumazawa типы пыльцевых зерен дополнены еще двумя: со спиралевидными апертурами и руговым с шипами. Последний, по нашему мнению, следовало бы выделять не в самостоятельный тип, а в подтип к руговому типу.

Описание пыльцы лютиковых можно встретить также в пыльцевых флорах различных регионов: Японии (Ikuse, 1956), о. Тайвань (Huang, 1972), европейской части СССР (Куприянова, 1978), Чехословакии (Krizo, 1979), Болгарии (Петров, Иванова, 1980) и др.

Обширная монографическая обработка анемон в мировом масштабе была выполнена K—L. Huynh (1970), который изучил пыльцу 128 видов под световым микроскопом. Все исследованные виды были разбиты на 5 типов по строению и числу апертур. В результате проведенного исследования выяснилось, что больше половины видов принадлежит 3-бороздному типу.

Большой материал, изученный Huynh, свидетельствует о том, что в одной и той же секции наблюдаются разные типы апертур пыльцевых зерен: от 3-бороздных до многопоровых, т. е. они представляют эволюционные ряды, в которых могут выпадать некоторые звенья. Исключением являются только 2 секции, где обнаружены лишь 3-бороздные пыльцевые зерна. Они, видимо, являются наиболее древними.

С внедрением в практику палинологических исследований сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов стало возможным изучить детально и скульптуру поверхности, и ультраструктуру слоев, составляющих стенку пыльцевого зерна. А это значительно расширяет возможности палинологии не только в изучении различных ультраструктур, но и в понимании значения как для систематики, так и филогении. На современном уровне выполнены работы В. Д. Савицкого (1982) и T. A. Santisuk (1979).

Цель настоящего исследования — изучение морфологических признаков пыльцевых зерен анемон Непала для задач систематики и оценка их таксономической значимости.

Материал и методика

Пыльца видов рода *Anemone* была отобрана с гербарных образцов, в том числе типовых, присланных из гербариев British (Natural History) Museum (BM), Royal Botanical Gardens London (K), Royal Botanical Garden Edinburgh (E), Herbarium Swedish Museum of Natural History (S), Royal Botanical Garden Nepal (Kath), а также из гербария, хранящегося в БИНе (LE). Сухую пыльцу предварительно обрабатывали ацетолизным методом, по G. Erdtman (1952), помещали в глицерин-желатин и препараты изучали с помощью светового микроскопа МБР-1. Измерения выполняли винтовым окуляром-микрометром МОВ-15. Микрофотографии были получены с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35 в кабинете электронной микроскопии при лаборатории палеоботаники БИНа.

Для изучения ультраструктурных особенностей пыльцевых зерен с помощью трансмиссионного электронного микроскопа Tesla BS-500 тычинки предварительно фиксировали 2.5 %-м раствором глутарового альдегида и 1 %-м OsO_4 на фосфатном буфере, далее обезвоживали в серии спиртов и абсолютном ацетоне и затем заливали в смолу аралдит. Ультратонкие срезы выполняли стеклянным ножом на ультратоме Reichert, контрастировали на сеточках уранил-ацетатом и нитратом свинца.

Результаты исследования и обсуждения

Изучение морфологии пыльцевых зерен 14 видов рода *Anemone*, произрастающих в Непале, показало, что они варьируют как по форме и величине, так и по числу апертур, а также характеру скульптуры экзины. Основные морфологические признаки пыльцевых зерен приведены в таблице.

Пыльцевые зерна исследованных видов имеют мелкие и средние размеры. Мелкими размерами (23—29 мкм) характеризуются *A. vitifolia*, *A. rupicola*, *A. rivularis*, *A. polycarpa*, *A. obtusiloba*, *A. elongata*. Остальные виды имеют более крупные размеры — 32.0—46.5 мкм. Форма пыльцевых зерен изменяется от сфероидальной до эллипсоидальной. Пыльцевые зерна изученных видов имеют простые апертуры: бороздные и руговые. По строению и числу апертур виды подразделяются на 2 типа: 3-бороздный и многобороздковый, или руговый. Первый тип является наиболее широко распространенным среди изученных видов. Второй тип встречен у единственного непальского вида *A. rivularis*, а также у изученного нами дополнительно *A. griffithi*, происходящего из Индии. Другие типы — спирально-бороздный, многобороздный и многопоровый, — ранее описанные Kumazawa и другими палинологами, среди анемон Непала не обнаружены.

У многих изученных видов скульптура экзины при исследовании с помощью СЭМ выглядит шипиковатой, шипики короткие, конические, с широкими основаниями, слегка притупленные на концах. Между шипиками наблюдаются перфорации, редко крупные (*A. polyanthes*), обычно мелкие, округлые, редко

Секция, вид	Форма пыльцевых зерен	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Число апертур	Ширина борозд, мкм	Толщина экзины, мкм
Sect. *Oriba*						
A. rupicola Cambess.	Эллипсоидальные	(22.5) 23.8—25.3	(19.0) 19.5—21.5	3	(2.3) 2.5—3.0	0.9—1.4
A. vitifolia Buch.-Ham. ex DC.	То же	25.3—28.2 (32.0)	20.0—23.0 (24.0)	3	1.8—2.4	0.8—1.2
	» »	18.6—21.0	14.3—17.5	3	1.4—2.0	1.0—1.5
Sect. *Rivularidium*						
A. rivularis Buch.-Ham. ex DC.	Шаровидные	(23.2) 24.3—27.0		12—16	(1.5) 2.0—2.5	(0.8) 1.0—1.3
	»	25.8—28.0		12—16	1.5—2.3	1.3—2.0
	»	24.3—25.2		12—16	2.0—3.0	(1.0) 1.2—1.5
Sect. *Anemo*						
A. griffithii Hook. f. et Thoms.	Шаровидные	29.8—34.3		12—16	2.0—2.4	2.3
Sect. *Omalo*						
Subsect. *Himalayica*						
A. geum Levl.	Эллипсоидальные	35.5—37.8	(25.8) 27.5—30.0	3	2.6—3.3	2.5—3.2
A. obtusiloba D. Don	Шаровидные	25.0—28.7 (29.3)	26.4—30.0	3	2.3—3.2 (3.7)	1.0—1.3
A. geum Levl. subsp. *ovalifolia* (Brühl) Chaudhary	Эллипсоидальные	(33) 34.5—38	(26.7) 30—36	3	3—3.8	1.4—2.5
A. polycarpa W. E. Evans	То же	(26.0) 27.0—30.2	(22.0) 22.5—25.0	3	2.0—2.7	1.0—1.4
A. rupestris Wall.	» »	(32.5) 35.5—37.2	(24.0) 25.4—31.0	3 (4—6)	2.6—3.5	2.3—3.0
A. trullifolia Hook. f. et Thoms.	» »	26.5—45.0	18.5—30.0	(2) 3 (4—7)	1.5—2.5	1.2—1.7
Subsect. *Omalocarpus* DC.						
A. polyanthes D. Don	Эллипсоидальные	(30.0) 32.0—36.0 (40.4)	(27.9) 28.2—30.2	3	(2.2) 2.4—3.0	1.8—2.2
A. smithiana Lauener	То же	(35.0) 35.5—38.0	(23.0) 25.0—27.7	3	1.0—1.4	1.3—1.7

зерен видов рода *Anemone*

Мезокольпиум, мкм	Апокольпиум, мкм	Скульптура в СЭМ	Процент деформации	Исследованные образцы
(Adanson) Spach				
(10.5) 11.0—13.0	6.2—7.5	Шипиковатая, шипики разных размеров, неравномерно расположенные; перфорации редкие, мелкие, округлые	25	Nepal, Hail to Tilicho, 4900 m, 5 June 1971, Colville and Barclay (K)
12.0—13.0 (14.0)	7.9—8.5	Шипиковатая, шипики одинаковые, более или менее равномерно расположенные	96	Nepal, Tamur valley, 2895 m, 1 August 1956, Stainton 1176 (BM)
5.5—7.2	(3.2) 4.5—5.2	Шипиковатая, шипики диморфные, неравномерно расположенные	98	Kashmir, 1876, Clarke 31565 (LE)
Janczewski				
11.5—15.0	—	Шипиковатая, шипики почти одинаковые, равномерно расположенные	13	Nepal, below Deorali pass, 2590 m, 31 May 1971, Barclay and Synge 2420 (K)
13.0—15.3	—	То же		India Orientalis, Montibus Nilgiri, no 6 (S)
12.0—13.7	—	» »	30	China, Yunnan, 1922, Rock 3115 (S)
nanthea DC.				
13.0—17.0	—	Шипиковатая, шипики одинаковые, густо и равномерно расположенные	25	Tibet, Chumbi, 3 April 1884, Dr. Kings collector (LE)
carpus DC.				
Ulbrich				
(13.0) 14.0—16.0	7.7—8.8	Шпиковатая, шипики частые, неравномерно расположенные; перфорации частые, мелкие, округлые	75	Yunnan, Lagune du haut plateu de Ta-Hai-Tse, 3200 m, mai 1912, E. E. Maire (E)
(16.2) 17.4—20.0	(5.8) 6.3—8.2	Шипиковатая, шипики частые, неравномерно расположенные, изредка мелкие. перфорации округлые, частые	10	Nepal, Kuldighar to Himko, 2895 m, 27 June 1971, Barclay and Synge 2365 (K)
20—23.5	7.5—8.7	Шипиковатая, шипики неравномерно расположенные, расставленные, слабо отличаются в размерах; перфорации округлые, частые	36	Kansu occidentalis, G. N. Potanin 1885 (S)
(11.5) 12.0—15.0	4.8—7.0	Шипиковатая, шипики более или менее одинаковые, расположенные на разных расстояниях; перфорации округлые, частые	90	Nepal, Lamjung Himal, 4420 m, 13 July 1954, Stainton, Sykes and Williams 6326 (BM)
16.5—21.0	4.0—5.0	Шипиковатая, шипики почти равномерно расположенные, крупные и средние; перфорации крупные, округлые	60	Nepal, Arun valley, 3505 m, 9 June 1956, Stainton 582 (BM)
(17.5) 18.3—22.0	(7.8) 9.7—11.5	Шипиковатая, шипики почти одинаковые, равномерно расположенные; перфорации частые, мелкие, равномерно расположенные	78	Nepal, Tamur valley, 4115 m, 14 June 1956, Stainton 262 (BM)
ser. *Involucellatae* Ulbrich				
(17.0) 18.4—21.0	7.1—9.0	Шипиковатая, шипики крупные и средние, редко расположенные; перфорации крупные, округлые или слегка овальные	47	Nepal, Rohagaon, 3965 m, 25 June 1952, Polunin, Sykes and Williams 2311 (BM)
(16.0) 17.5—20.0	(7.5) 8.0—11.0	Шипиковатая, шипики неравномерно расположенные, чаще крупные, реже мелкие; перфорации узкие, щелевидные	17	Nepal, Lete, Kaligandaki, 3660 m, 7 June 1954, Stainton, Sykes and Williams 1022 (BM)

Секция, вид	Форма пыльцевых зерен	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Число апертур	Ширина борозд, мкм	Толщина экзины, мкм
A. elongata D. Don	Эллипсоидальные	(23.1) 26.5—28.0	(20.0) 23.0—27.0	3	1.2—1.5	0.8—1.2
	То же	19—24	16—19.2	3	2.0—3.1	1.2—1.5
Ser. *Involucratae*						
A. narcissiflora L.	Шаровидные	28.8—33.4	(23.8) 25.6—30.2	3	2.5—3.1	2.6
A. demissa Hook. et f. Thoms.	»	32.4—34.5	29.0—32.4	3	(1.8)2.0—3.0	1.0—1.3
					2.0—3.0	
A. demissa Hook. f. et Thoms. subsp. *villosissima* (Brühl) Chaudhary	Эллипсоидальные	25.5—28.0	17.0—23.7	3	1.7—2.4	1.1—1.3
Sect. *Fuscopurpurea* Tarase						
A. fuscopurpurea Hara	Эллипсоидальные	(39.0) 42.0—45.5	(29.0) 32.3—37.0	3	1.6—1.8	1.5—1.8

щелевидные (*A. smithiana*), равномерно расположенные (*A. elongata*, Индия) или образующие рисунок, как бы намечающий стенки ячей (*A. polycarpa*, *A. smithiana*). Они могут располагаться густо, как у *A. narcissiflora*, или редко, как у *A. polyanthes*. При исследовании с помощью СМ при опущенном тубусе хорошо заметны внутренние трещины в эндэкзине, ориентированные перпендикулярно бороздам, более длинные на экваторе и слегка укорачивающиеся к полюсам. Несмотря на тщательное изучение, нам не удалось установить какую-либо закономерность в их числе у разных видов. По-видимому, таксономического значения этот признак не имеет.

Более сложная скульптура — шипиковато-бугорчатая с морщинисто перфорированным покровом была обнаружена нами у единственного вида *A. fuscopurpurea*. В связи с разным характером скульптуры мы сочли целесообразным выполнить ультратонкие срезы для изучения с помощью ТЭМ пыльцевых зерен двух видов: *A. demissa* и *A. fuscopurpurea*.

На ультратонких срезах пыльцевых зерен *A. demissa* видно, что стратиграфия и характер слоев экзины являются широко распространенными и у других представителей семейства лютиковых. Экзина принадлежит покровно-стерженьковому типу. Покров тонкий, сильно перфорированный, перфорации представлены узкими канальцами, пересекающими перпендикулярно покров (рис. 1; табл. III, *1*), толщина покрова 0.1—0.4 мкм, подстилающий слой значительно толще покрова (0.5—1.0 мкм). На покрове видны шипики; под каждым шипиком имеется стерженек, составляющий с ним единое целое, стерженьки мощные, иногда суженные в нижней или средней части. Эндэкзина отчетливо заметная, мощная, 0.3 мкм толщиной, прерывистая, интина двухслойная, утолщенная под бороздой.

Ультраструктура экзины пыльцевых зерен *A. fuscopurpurea* имеет некоторые отличия от экзины *A. demissa*. Хотя, как и у последнего вида, она состоит из

Мезокольпиум, мкм	Апокольпиум, мкм	Скульптура в СЭМ	Процент деформации	Исследованные образцы
(12.6) 13.5—15.0	8.2—10	Шипиковатая, шипики разноразмерные; перфорации часто располагаются в основании шипиков	70	Nepal, below Doltlas, 2745 m, 15 August 1952, Polunin, Sykes and Williams 445 (BM)
11.1—14.5	6.7—7.6	Шипиковатая, шипики одинаковые, равномерно расположенные; перфорации мелкие, частые, округлые и овальные	35	Near Ramri, 4 September 1885, J. F. Duthie (LE)
Ulbrich				
(11.2) 12.8—16.8 (18.0)	5.6—7.4	Шипиковатая, шипики разных размеров, неравномерно расположенные; перфорации мелкие, округлые, частые		Flora Pekinsis, 1879, Dr. O. V. Melendrof (LE)
19.8—20.7	6.7—8.0	Шипиковатая, шипики мелкие, расставленные, образуют группы; перфорации округлые, частые, разноразмерные	16	Nepal, trail to Tilicho, 4055 m, 6 June 1971, Barclay and Synge 2603 (BM)
13.5—15.3	7.6—9.0		30	Nepal, Arun valley, 3810 m, 12 June 1956, Stainton 619 (KATH)
vich and Chaudhary				
(22.4) 23.0—26.5	(10.0) 10.5—12.3	Шипиковато-бугорчатая, шипики с вздутым бугорчатым основанием, бугорки могут быть соединены по 2—3 и образовывать крупные площадки; покров перфорированный или перфорированно-морщинистый	56	Nepal, Arun-Tamur watershed, 4115 m, 11 May 1956, Stainton 253 (BM)

покрова, стерженьков и подстилающего слоя, однако покров несет весьма своеобразную орнаментацию, выявляющуюся при изучении с помощью СЭМ. Он осложнен буграми, образованными вздутыми основаниями шипиков (табл. IV, *2*, *4*, *6*). Некоторые из них внутри имеют полости, разделенные стерженьками, которые создают впечатление второго стерженькового слоя (рис. 2; табл. IV, *1*).

Рассмотрим морфологию анемон более подробно по отдельным секциям, основываясь на системе Tamura. Основным признаком, характеризующим секции, являются орнаментация поверхности пыльцевых зерен, а также строение и число апертур.

К секции I — *Oriba* — относятся 2 вида: *A. rupicola* (табл. I, *5*, *8*, *9*) и *A. vitifolia* (табл. I, *6*, *7*, *10*), которые характеризуются самыми мелкими размерами пыльцевых зерен из всех изученных видов, почти сфероидальными или эллипсоидальными в очертании. Поверхность их ровная, шипиковатая, шипики более или менее равномерно расположенные. У *A. vitifolia* шипики диморфные (табл. I, *6*), а у *A. rupicola* почти одинаковые и реже расположенные. *A. vitifolia* имеет обширный ареал и заходит на о. Тайвань. Пыльцевые зерна растений с о. Тайвань, изученные T.-C. Huang (1972), отличаются от таковых у растений из Непала более мелкими размерами (18—26×16—25).

Секция II — *Rivularidium* — представлена во флоре Непала одним видом — *A. rivularis* (табл. I, *1*, *3*), который характеризуется пыльцевыми зернами, сфероидальными в очертании, 12—16-руговыми, с часто расположенными более или менее одинаковыми шипиками. Очень близким к этому виду по строению пыльцевых зерен является *A. griffithii* (табл. I, *2*, *4*), исследованный нами из Индии (Сикким).

Секция III — *Omalocarpus* — самая крупная по числу видов рода *Anemone*, представленных во флоре Непала. Она включает 10 видов и является весьма

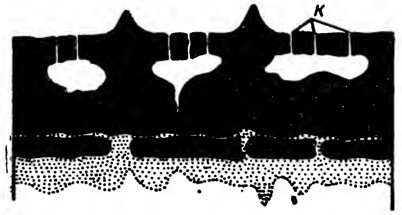


Рис. 1. Строение стенки пыльцевого зерна *Anemone demissa*.

п — покров, *с* — стерженьки, *пс* — подстилающий слой, *э* — эндэкзина, *и* — интина, *к* — канальцы.

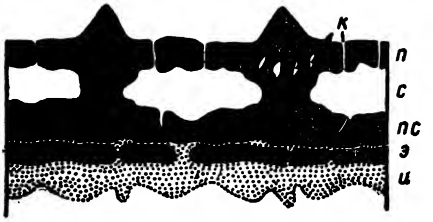


Рис. 2. Строение стенки пыльцевого зерна *Anemone fuscopurpurea*.

Обозначения те же, что на рис. 1.

гетерогенной с палинологической точки зрения. Согласно системе Tamura, эта секция распадается на 2 подсекции: *Himalayicae* и *Omalocarpus*.

К подсекции *Himalayicae* относятся 5 видов: *A. obtusiloba* (табл. II, *4*), *A. geum* (табл. II, *1*, *3*), *A. polycarpa* (табл. II, *5*, *7*), *A. rupestris* (табл. II, *2*), *A. trullifolia* (табл. II, *6*).

По морфологическим признакам пыльцевых зерен, подсекция представляется довольно однородной. Пыльцевые зерна этих видов имеют средние размеры. К близким видам принадлежат *A. obtusiloba* и *A. geum*, пыльцевые зерна которых похожи по орнаментации экзины: часто расположенные, некрупные шипики и мелкие, частые, округлые перфорации. Но наблюдаются существенные видовые отличия, выявленные на световом микроскопе. Пыльцевые зерна *A. geum* крупнее, и экзина их более чем в 2 раза толще, чем у *A. obtusiloba*.

A. obtusiloba характеризуется незначительным содержанием деформированных и стерильных пыльцевых зерен, а у *A. geum* содержание их около 75 %. Пыльцевые зерна остальных видов характеризуются более редко расположенными шипиками и мелкими округлыми, частыми перфорациями. Замечено, что среди пыльцевых зерен *A. trullifolia* наряду с 3-бороздными пыльцевыми зернами, которые преобладают, встречаются 4—6-бороздные, причем борозды располагаются не параллельно, а ориентированы в разных направлениях, под углом друг к другу. Отмечается большое колебание размеров пыльцевых зерен — от 21.5 до 45.0 мкм в наибольшем диаметре. У этого вида, а также у *A. rupestris* и *A. polycarpa* отмечается большой процент деформированных пыльцевых зерен. По-видимому, *A. obtusiloba* является наиболее древним видом, остальные же виды более молодые по своему происхождению.

Установлено, что изученные нами для сравнения пыльцевые зерна *A. obtusiloba* из Индии несколько отличаются от пыльцевых зерен растений из Непала: шипики на поверхности зерен располагаются группами, значительно реже и на разных расстояниях друг от друга. Подобная вариабельность скульптуры у этого вида является свидетельством его полиморфности.

Подсекция *Omalocarpus* представлена двумя сериями, выделяемыми Tamura: *Involucratae* и *Involucellatae*. Серия *Involucratae* включает виды *A. narcissiflora* (табл. IV, *7*, *8*), изученный нами для сравнения, и *A. demissa* (табл. III, *4*, *5*, *8*, *9*), которые похожи по морфологии пыльцы. Оба вида имеют небольшой процент деформированных пыльцевых зерен.

Серия *Involucellatae* включает *A. polyanthes* (табл. III, *2*, *3*), *A. smithiana* (табл. III, *6*) и *A. elongata* (табл. III, *7*; IV, *3*). У *A. smithiana* и *A. polyanthes* очень сходные пыльцевые зерна, которые несут довольно крупные, редко рассеянные шипики. Но у *A. smithiana* перфорации узкие, щелевидные, а у *A. polyanthes* они округлые. Последняя имеет почти половину деформированных и стерильных пыльцевых зерен.

Особым своеобразием отличается *A. elongata* (табл. IV, *3*), имеющая наряду с обычными мелкими шипиками еще шипики с вздутыми перфорированными основаниями. При этом около борозд основания 2—4 таких шипика сливаются и образуют довольно крупные бугры. Пыльцевые зерна этого вида из Непала (табл. IV, *3*) несколько отличаются по скульптуре от пыльцевых зерен растений из Индии (табл. III, *7*), у которых шипики однородные, равномерно рассеянные. Отмечается высокое содержание деформированных пыльцевых зерен, достигающее 70 %.

Секция Fuscopurpurea Tarasevich and Chaudhary sect. nov.

Folia involucralia sessilia. Inflorescentis floribus 2—4, umbellata; sepala 5, fuscopurpurea. Grana pollinis 3-colpata, 40—45 mkm diam., tectum corrugato-perforatum, ornamentatio tuberculato-echinulata.

Typus. *Anemone fuscopurpurea* Hara.

Листья покрывала сидячие, соцветие 2—4 цветковое, зонтиковидное; чашелистиков 5, буро-пурпурных. Пыльцевые зерна 3-бороздные, 40—45 мкм в диам., покров морщинисто-перфорированный, скульптура бугорчато-шипиковатая.

Тип. *Anemone fuscopurpurea* Hara.

Секция занимает обособленное положение с палинологической точки зрения. Она представлена одним видом — *A. fuscopurpurea* (табл. IV, *1*, *2*, *4—6*), который по морфологии пыльцевых зерен является уникальным и резко отличается от всех вышеописанных видов более крупными размерами и сложным орнаментированным покровом. Каждый шипик имеет вздутое основание и поэтому в плане выглядит как отдельная площадка; покров слегка морщинистый, с очень мелкими округлыми или вытянутыми перфорациями (табл. IV, *2*). Поверхность сильно волнистая, мембрана борозд скульптирована мелкими, густо расположенными шипиками. Анализ пыльцевого материала в препарате показал, что наряду с вышеописанным типом пыльцевых зерен обнаружен и другой тип, характеризующийся сильно перфорированным морщинистым покровом с бугорчато-шипиковатой скульптурой, причем бугорки могут быть соединены по 2—3 и образуют крупные площадки (табл. IV, *4*, *6*). Содержание этих зерен составляет около 20 %.

Интересно отметить, что подобная шипиковато-бугорчатая скульптура характеризует некоторые виды рода *Ranunculus*, например *R. arvensis* (Куприянова, 1978; Савицкий, 1982), а также ряд видов, изученных T. Santisuk (1979). Поэтому наличие двух заметно различающихся между собой типов скульптуры пыльцевых зерен у одного и того же вида является, возможно, свидетельством его гибридогенного (межродового) происхождения.

Изученный вид — эндемик во флоре Непала. Впервые был описан H. Hara (1973), который сближал этот вид с *A. obtusiloba* и *A. demissa*, но положение его в системе рода не было определено из-за отсутствия зрелых плодов. Однако по палинологическим данным *A. fuscopurpurea* занимает обособленное положение и не может быть сближен ни с одним из указанных выше видов. Поэтому мы выделили его в отдельную секцию.

Ранее W. T. Wang (1964) по пыльце и семенам описал новый монотипный род *Anemoclema*. Микрофотография и схематическое изображение пыльцевых зерен *A. glaucifolia* приводятся китайскими палинологами Си И-чжэном и Чжан Цзин-таном (1964). Судя по изображениям, пыльцевые зерна этого вида отличаются от пыльцевых зерен видов рода *Anemone* более крупными размерами и более длинными шипами, как и у *Anemone fuscopurpurea*. Но в отличие от последнего пыльцевые зерна у *Anemoclema glaucifolia* не 3-бороздные, а руговые. Хотя исследование было выполнено китайскими палинологами с помощью светового микроскопа, однако на микрофотографиях видно, что шипы сидят на возвышениях. Возможно, это тот же тип скульптуры, что и у *Anemone fuscopurpurea*, но утверждать их сходство с полной уверенностью нельзя без исследования с помощью сканирующего электронного микроскопа.

При ревизии рода *Anemone* Tamura переименовал *Anemoclema* в *Anemone*, но *Anemone glaucifolia* выделил в отдельную секцию.

В результате палиноморфологического изучения видов рода *Anemone* Непала можно сделать следующие выводы.

1. Эволюция пыльцевых зерен в роде *Anemone* шла в двух направлениях: во-первых, увеличение числа апертур и их трансформация от борозды к поре и, во-вторых, усложнение скульптуры экзины от шипиковатой с перфорациями к шипиковато-бугорчатой с морщинисто-сетчатым покровом.

2. Выявлено, что пыльцевые зерна *A. fuscopurpurea* обладают не только своеобразной скульптурой, отличной от скульптуры всех остальных иссле-

дованных видов, но и имеют отличительные черты в ультраструктуре экзины. Этот вид занимает обособленное положение. Поэтому мы считаем, что его следует выделять в самостоятельную секцию. По палинологическим признакам, а именно скульптуре поверхности, он является наиболее эволюционно подвинутым.

3. По характеру апертур к наиболее эволюционно подвинутым относятся *A. rivularis* и *A. griffithii*, имеющие 12—16-руговые пыльцевые зерна.

4. На основе полученных палинологических данных можно вполне согласиться с Tamura, обнаружившим близкое родство групп *A. obtusiloba* и *A. narcissiflora* и соединившим их в одну секцию. Однако обращает на себя внимание особое положение *A. polyanthes* и *A. smithiana* в связи с отличающейся от остальных видов скульптурой. На наш взгляд, их следовало рассматривать в более высоком ранге, а именно в подсекции.

5. Наблюдаемое у ряда видов большое содержание деформированных и стерильных пыльцевых зерен (см. таблицу), вероятно, вызвано явлением гибридизации.

6. Обращает на себя внимание полиморфность пыльцевых зерен некоторых из изученных нами видов из разных частей ареала (*A. elongata*, *A. obtusiloba*, *A. rupicola*, *A. vitifolia*), что связано, видимо, с внутривидовой изменчивостью.

7. При дальнейшем изучении рода *Anemone* и ревизии его системы необходимо учитывать наряду с другими признаками и палинологические данные. Признаки строения пыльцевых зерен, как известно, являются консервативными и в настоящее время принимаются систематиками во внимание при обработке различных групп растений.

ЛИТЕРАТУРА

Куприянова Л. А. Сем. *Ranunculaceae* Juss. — В кн.: Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1978, с. 93—99. — *Петров С.*, *Иванова О.* Палиноморфоложка характеристика на българските представители на семейство *Ranunculaceae* Juss. V. *Anemone* L., *Hepatica* Mill., *Pulsatilla* Mill., *Ranunculus* L. (sect. *Ranunculus*). — Фитология, 1980, т. 15, с. 22—61. — *Савицкий В. Д.* Морфология, классификация и эволюция пыльцы семейства лютиковых. Киев: Наук. думка, 1982. 122 с. — *Си И-чжэн*, *Чжан Цзин-тан.* Морфология пыльцы рода *Anemone* L. — Acta Bot. Sin., 1964, vol. 12, N 1, p. 19—38 (на китайском языке). — *С. В. Юзепчук.* Ветреница — *Anemone* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М.; Л., 1937, с. 236—282. — *De Candolle A. P.* Regni Vegetabilis systema naturale. Vol. 1. Paris, 1818. 564 p. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy, Angiosperms. Stockholm: Waltham, 1952. 539 p. — *Gregory W. C.* Phylogenetic and cytological studies in the *Ranunculaceae.* — Trans. Amer. Phil. Soc., 1941, vol. 31, p. 443—521. — *Hara H.* New or noteworthy flowering plants from Eastern Himalayas (13). — J. Jap. Bot., 1973, vol. 48, N 12, p. 353—361. — *Hara H.*, *Williams L. H. J.* An enumeration of the flowering plants of Nepal. Vol. 2. London: British Museum (Natural History), 1979, p. 11—13. — *Hooker J. D.*, *Thomson T. Anemone.* — In: Flora India. Vol. 1. London, 1855, p. 19—25. — *Huang T. C.* Pollen flora of Taiwan. Taipei, 1972. 297 p. — *Huynh K.-L.* Le pollen du genre *Hepatica* (*Ranunculaceae*) et leux taxonomie. — Pollen et Spores, 1970, vol. 12, N 3, p. 329—365. — *Ikuse M.* Pollen grains of Japan. Tokyo, 1956. 303 p. — *Janczewski E.* Zawilec *Anemone* L. Nowsze Wydawnictwa, Akad. Umiejetnosci, wydziału matematyczno. — Pryrodniczego, 1896, cześć. 4, p. 1—26. — *Krizo M.* Morphology of pollen grains in the *Ranunculaceae* family with regads to domestic taxons in Czechoslovakia. — Acta facultatis forestalis zvolen Czechoslovakia, 1979, vol. 21, s. 33—46. — *Kumazawa M.* Pollen grains in *Ranunculaceae*, *Lardizabalaceae* and *Berberidaceae.* — Jap. J. Bot., 1936, vol. 8, p. 19—46. — *Santisuk T. A.* Palynological study of the tribe *Ranunculaceae.* — Opera Bot., 1979, N 48, p. 1—74. — *Spach M. E.* Genre *Anemone.* — In: Histoire Naturelle des Vegetaux — Phanerogames. T. 7. Paris, 1839, p. 242—253. — *Tamura M.* Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae.* VII. — Sci. Reports, 1967, vol. 16, N 2, p. 21—43. — *Ulbrich E.* Über die systematische Gliederung und geographische Verbreitung der Gattung *Anemone* L. — Engler's Bot. Jahrb., 1906, Bd 37, Hf 2—3, S. 172—334. — *Vishnu-Mittre*, *Sharma B. D.* Studies of Indian pollen grains. 2. *Ranunculaceae.* — Pollen et Spores, 1963, vol. 5, N 2, p. 285—296. — *Wang W. T.* Duo genera nova Ranunculacearum sinensium. — Act. Phytotax. Sinic., 1964, vol. 9, N 2, p. 103—108. — *Willis J. C.* A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge: Univ. Press, 1973. 1245 p. — *Wodehouse R. P.* Pollen grains in the identification and classification of plants. VII. The *Ranunculaceae.* — Bul. Torrey Bot. Club, 1936, vol. 63, p. 495—514.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 XI 1986.

SUMMARY

Comparative analysis of pollen grain morphology of the members of the genus *Anemone* from Nepal, which belong to different sections, has been carried out using the light and scanning and transmission electron microscopy. Two types of pollen grains were distinguished based on their aperture structure: three-colpate and multi-colpate. Exine ornamentation is the main diagnostic feature for species identification. The majority of species are characterized by the echinulate sculpture of pollen grains with perforations. *A. fuscopurpurea* is singled out into separate section due to its very specific pollen grain sculpture and ultrastructure of the exine. Many species possess large amounts of deformed and sterile pollen which indicate the possibility of hybridization processes in the genus *Anemone*. The pollen grain morphology of some species from different parts of their areas affirm their intraspecific variability.

СООБЩЕНИЯ

УДК 631.525 : 635.9

С. Г. Рзаева

МАТЕРИАЛЫ ПО СИНЕЗЕЛЕНЫМ ВОДОРОСЛЯМ ДВУХ РЕК ТАЛЫША

S. G. RZAEVA. DATA ON BLUE-GREEN ALGAE OF TWO TALYSH RIVERS

Впервые исследованы две реки Талыша, в которых обнаружены 93 вида синезеленых водорослей.

Флора водорослей Талыша изучена недостаточно (Рзаева, 1972, 1984, и др.). В Талыше сосредоточено большое число разнообразных водоемов, естественных и искусственных. Речная сеть Талыша характеризуется значительным развитием. Долины рек являются основными формами его рельефа. Бóльшая часть рек берет свое начало на северо-восточных склонах Талышского хребта. Но многие реки не доносят своих вод до Каспийского моря и «теряются» в частично заболоченных низменностях.

Наиболее крупными реками Талыша являются Ленкораньчай и Виляжчай, водорослевую флору которых мы рассматриваем ниже.

Р. Ленкораньчай находится на высоте 1300 м над ур. м. на северо-восточных склонах Пештасарского хребта. Длина реки 62 км, водосборный бассейн 1100 км². Около 50 км протяжения реки приходится на горный Талыш. В границах низменности она разработала широкую (до 250 м) долину. Сильная прибыль воды в реке начинается в марте и достигает максимума в мае, тогда Ленкораньчай часто выходит из берегов, заливая речные поймы на большом расстоянии. Эти колебания уровня воды оказывают существенное влияние на развитие водорослей. При понижении уровня осушаются участки дна, часто обнажаются камни даже на середине реки, и для целого ряда представителей растительного мира такого рода осушение бывает гибельным. Повышение уровня воды не является изолированно действующим фактором, оно способствует увеличению скорости течения, повышению мутности воды, а также меняет химический состав речной воды.

Течение представляет собой основной фактор формирования речной флоры и распределения видов по местообитаниям (биотопам). Сортируя грунты, оно обусловливает распределение биоценозов по руслу реки. Наиболее стабильный субстрат для развития водорослей в реках Талыша представляют камни, обильно обрастающие водорослями.

Вторая по величине р. Виляжчай имеет длину 11.5 км и водосборный бассейн площадью 934.6 км². Годовой сток реки составляет от 5.4 до 22 млн м³. Бóльшая часть реки расположена в отрогах Талышских гор на высоте 500 м над ур. м. и лишь 40 км — на низменности. В верхней части низменности река выработала глубокое ложе, берега обрывисты и достигают 30—40 м выс. С удалением от предгорий падение реки суживается, берега выполаживаются. Летом ее воды не достигают моря. Осенью и весной на реке наблюдаются сильные паводки, связанные с обильными дождями, выпадающими в сентябре—ноябре.

Материалом для настоящей статьи послужили сборы, сделанные нами в 1972—1975 гг. в указанных реках. Водоросли исследовали с помощью световых микроскопов (МБИ-3 и Amplival, Zeis-Jena).

В реках собрали ните- или подушковидные скопления водорослей, прикрепленные к субстрату, зеленовато-желтые, желтовато-коричневые налеты, кроме того, проводились соскобы с камней и выжимки подводной растительности. Пробы водорослей частично обрабатывали сразу в живом состоянии, остальные фиксировали и обрабатывали по общепринятой методике (Определитель пресноводных водорослей СССР, 1951).

Обработка этих проб выявила виды водорослей, относящихся к пяти отделам. В настоящей статье мы приводим данные по синезеленым водорослям.

Отдел синезеленых водорослей — *Cyanophyta* — в реках Ленкораньчай и Виляжчай представлен 93 видами и 14 формами водорослей, относящихся к 2 классам, 4 порядкам, 11 семействам и 22 родам.

Наиболее обильными по качественному развитию и распространению являются представители класса *Chroococcophyceae*. Они активно заселяют всевозможные субстраты в реках — камни, подводные растения, в некоторых местах стелются по дну, будучи связанными с другими растениями, или образуют всплывающие водорослевые комки на поверхности речной воды.

Наибольшее развитие во флоре рек Талыша имеют следующие роды.

Род *Synechocystis* Sauv. представлен 12 пресноводными видами, из которых в СССР найдены 9, из них 2 вида — *S. aquatilis* Sauv. и *S. parvula* Perf. — отмечены в р. Ленкораньчай, а в р. Виляжчай видов этого рода нет.

Род *Synechococcus* Näg. имеет 15 видов, из них 2 вида — *S. elongatus* Näg. и *S. aeruginosus* Näg. — зафиксировали в полноводной р. Виляжчай.

Род *Dactylococcopsis* Hansg., содержащий около 15 видов, в наших пробах представлен 4 видами: *D. acicularis* Lemm., *D. rhaphidioides* Hansg., которые встречены в обеих реках; очень редкий для водоемов СССР *D. scenedosmoides* Nyg., а также *D. elenkinii* Roll. присутствуют только в р. Ленкораньчай.

Род *Merismopedia* (Meyen) Elenk. объединяет 13 видов, из которых 5 отмечены нами в реках Ленкораньчай и Виляжчай: *M. tenuissima* Lemm., *M. marssonii* Lemm., *M. punctata* Meyen, *M. elegans* A. Br. и *M. glauca* (Ehr.) Näg.

Род *Microcystis* (Kütz.) Elenk. имеет около 25 видов, из которых в реках Талыша зарегистрированы 2 вида с 6 формами, но только формы *M. aeruginosa* f. *aeruginosa*, *M. aeruginosa* f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk., *M. pulverea* (Wood) Forti f. *pulverea*, *M. pulverea* f. *incerta* (Lamm.) Elenk. развиваются в обеих реках, а виды *M. aeruginosa* f. *pseudofilamentosa* (Crow) Elenk., *M. pulverea* f. *parasitica* (Kütz.) Elenk., *M. pulverea* f. *planctonica* (G. M. Smith) Elenk., *M. pulverea* f. *holsatica* (Lamm.) Elenk. присущи р. Виляжчай.

Крупный род *Gloeocapsa* (Kütz.) Hollerb. содержит свыше 60 видов, в р. Ленкораньчай он представлен *G. magma* (Breb.) Kütz., *G. compacta* Kütz., а в Виляжчай — *G. rupestris* Kütz, *G. tenax* (Kirchn.) Hollerb., *G. limnetica* (Lamm.) Hollerb. и *G. minima* (Keissl.) Hollerb.

Род *Coelasphaerium* (Nag.) Elenk. содержит около 10 видов. Из 3 видов, найденных в реках, *C. dubium* Grun. зафиксирован в р. Ленкораньчай, а *C. kuetzingianum* Näg. и *C. anomalum* (Bennet) de Toni обнаружены в р. Виляжчай.

Род *Gomphosphaeria* Kütz. также содержит около 10 видов, но в наших пробах имеет лишь единственного представителя — *G. lacustris* Chod., встречающегося в обеих реках.

Таким образом, водоросли класса *Chroococcophyceae* с одноименным порядком в исследуемом районе представлены 5 семействами, 8 родами, 25 видами, а класса *Hormogoniophyceae* — 3 порядками, 6 семействами, 14 родами, которые включают 68 видов.

Из последнего класса обильно развиваются в исследуемом районе следующие.

Род *Stigonema* Ag. Из 30 видов этого рода нами встречен лишь *S. minutum* (Ag.) Hass, который образует в реках темно-коричневые подушкообразные скопления.

Род *Anabaena* Bory содержит 100 видов, из которых нами отмечены 12 видов и 3 формы: *Anabaena contorta* Bachm., *A. minima* Tschernov, *A. variabilis* Kütz., *A. variabilis* f. *crassa* Woronich., *A. elliptica* Lamm., *A. planctonica* Brunnth., *A. affinis* Lamm., *A. aequalis* Borge, *A. aequalis* f. *anomala* Kossinsk., *A. flos-aquae* (Lyngb.) Bréb., *A. hassalii* (Kütz.) Wittr., *A. hassalii* f. *minor* V. Poljansk., *A. oscillarioides* Bory, *A. subcylindrica* Borge, *A. echinospora* Skuja. Из них лишь первые 3 вида обнаружены в р. Ленкораньчай, остальные виды и формы хорошо развиваются на различных субстратах в р. Виляжчай.

Род *Cylindrospermum* Kütz., насчитывающий в СССР 14 видов, в р. Виляжчай представлен единственным видом — *C. majus* Kütz.

Род *Aphanizomenon* Morr. содержит 10 видов. В обеих реках Талыша обнаружены 2 вида — *A. flos-aquae* (L.) Ralfs. и *A. elenkinii* Kissel.

Род *Scytonema* Ag. с его 30 видами имеет единственного представителя в исследуемых реках — это *S. tolypothrichoides* Kütz., образующий своеобразные шаровидные дерновинки.

Род *Calothrix* (Ag.) V. Poljan. включает около 100 видов, распространенных на территории СССР; в наших материалах зафиксированы всего 4 вида. В обеих реках интенсивно развиваются *C. elenkinii* Kossinsk., *C. columbiana* G. S. West, *C. clavata* G. S. West и *C. fusca* (Kütz.) Born.

Небольшой род *Rivularia* (Roth) Ag. в исследованных реках представлен планктонным *R. planctonica* Elenk., колонии которого всплывают на поверхность речной воды в виде блестящих комков. Другой вид этого рода *R. dura* Roth с шаровидными колониями встречается в р. Виляжчай на камнях в летний период.

Род *Gloeotrichia* J. Agardh. имеет 9 видов, во флоре обеих рек представлен единственным видом *G. echinulata* (J. S. Smith) P. Richt., у которого колонии имеют форму валика.

Обширный род *Oscillatoria* Vauch. включает водоросли более 100 видов. Нами найдены на дне, по берегам, на камнях и в илу 16 представителей: *O. ornata* (Kütz.) Gom., *O. subtilissima* Kütz., *O. lacustris* (Kleb.) Geitl., *O. planctonica* Wolosz., *O. tenuis* Ag., *O. woronichiana* Elenk., *O. irrigua* (Kütz.) Gom., *O. rupicola* Hansg., *O. limnetica* Lemm., *O. brevis* (Kütz.) Gom., *O. deflexoides* Elenk. et Kossinsk., *O. chalybea* (Mert.) Gom., *O. amphibia* Ag., *O. simplicissima* Gom., *Oscillatoria agardhii* Gom. и *O. setigera* Aptek. Первые 5 видов обитают в р. Ленкораньчай, а остальные 11 зафиксированы в р. Виляжчай.

Близкий к предыдущему род *Spirulina* Turp. имеет 25 видов. В р. Ленкораньчай отмечены *S. okensis* (Meyer) Geitl., *S. spirulinoides* (Chose) Geitl., а в р. Виляжчай — *S. laxissima* G. S. West, *S. major* Kütz.

Крупный род *Phormidium* Kütz. объединяет около 100 видов. В исследуемых реках обнаружены 11 видов с двумя формами, из них виды *Ph. angustissima* W. et G. S. West, *Ph. fragile* (Menengh.) Gom., *Ph. tinctorium* Kütz., *Ph. valderiae* (Delp.) Geitl., *Ph. corium* (Ag.) Gom. отмечены для р. Ленкораньчай, а остальные — *Ph. uncinatum* (Ag.) Gom., *Ph. pulvinatum* Woronich., *Ph. valderiae* f. *majus* Hollerb., *Ph. papyraceum* (Ag.) Gom., *Ph. ambiguum* Gom., *Ph. orientale* G. S. West, *Ph. valderiae* f. tenue (Woronich.) Elenk., *Ph. gelatinosum* Woronich.— хорошо развиты в р. Виляжчай.

Другой крупный род *Lyngbya* Ag. объединяет свыше 60 видов, из которых 6 видов и 2 формы обитают на тех же субстратах, что и виды вышеназванных родов. В обеих реках Талыша из них встречены *L. limnetica* Lemm., *L. amplivaginata* van Goor., *L. jacutica* Kissel., *L. putealis* Mont., *L. nigra* Ag., *L. aestuarii* (Mert.) Liebm., *L. aestuarii* f. *minor* (Woronich.) Elenk., *L. aestuarii* f. *caucasica* (Woronich.) Elenk.

Род *Schizothrix* (Kütz.) Gom. включает около 70 видов, в основном предпочитающих текучие воды или участки прибоя. В реках Талыша нами отмечены 5 видов: *Sch. rubra* (Menegh.) Gom., *Sch. funiculus* Woronich., *Sch. rivulariarum* Woronich., *Sch. lacustris* A. Br., *Sch. pencillata* (Kütz.) Gom. Из них лишь первых 3 встречены в р. Ленкораньчай. Небольшой род *Microcoleus* Desmaz. содержит 11 видов. В наших материалах было 3 вида: *M. sociatus* W. et G. S. West, *M. chthonoplastes* (Fl. Dan.) Thur. в р. Ленкораньчае, а в р. Виляжчае — *M. subtorulosus* (Bréb.) Gom.

При подытоживании вышесказанного становится очевидным, что водоросли класса гормогониевых представлены 3 порядками, 6 семействами, 14 родами и 93 видами. Следует отметить, что общими для обеих рек Талыша является 36 видов из 93. Общее число видов в р. Ленкораньчай — 57, а в р. Виляжчай — 72. Простая констатация числа общих видов не всегда показательна, поэтому мы обратились к такому понятию, как коэффициент флористического сходства. Для вычисления его была применена формула Sörensen (1948)

$$K = \frac{2c}{a+b} 100\%,$$

где c — число видов, общих двум описаниям; a — число видов в первом описании, $в$ — число видов во втором описании (в данном случае к описанию приравнивается описание состава флоры рек).

Коэффициент флористического сходства обеих рек 56.7 %.

В целом для флоры синезеленых водорослей в реках Ленкораньчай и Виляжчай характерно значительное преобладание нитчатых форм над одноклеточными хроококковыми. Такое соотношение гормогониевых и хроококковых цианофицей, а также большое число видов указанных выше родов, присущи, хотя и с некоторыми отклонениями, многим водоемам Талыша.

ЛИТЕРАТУРА

Геоморфология Азербайджанской ССР. Баку: Изд-во АН АзССР, 1959. 369 с. — *Еленкин А. А.* Синезеленые водоросли СССР. Специальная часть. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 974 с. — Жизнь растений. Т. 3. М.: Просвещение, 1977. 487 с. — *Определитель* пресноводных водорослей СССР. Т. 1. М.: Сов. наука, 1951. 199 с. — *Рзаева С. Г.* Об альгофлоре минеральных источников Массалинского района Азербайджана: Тез. докл. IV Закавказ. совещ. по споровым растениям. Ереван, 1972, с. 48—50. — *Рзаева С. Г.* Альгофлора минеральных источников Астаринского района Азербайджана. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 7, с. 943—946. — *Sörensen T.* A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. — Kong., Dansk. Vidensk. Seesk. Biol. Krift., 1948, Bd 5, N 4, S. 18—19.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 15 V 1985.

УДК 582.33 (575.651.8)

Бот. журн., т. 72, № 7

А. Л. Жукова

К ФЛОРЕ ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

A. L. ZHUKOVA. ON THE FLORA OF LIVERWORTS FROM VRANGEL ISLAND

Первоначальные сведения о печеночных мхах о. Врангеля принадлежали Б. Н. Городкову и были представлены списком из 26 видов. В настоящее время список насчитывает 55 видовых и внутривидовых таксонов, причем 2 вида в нем являются редкими и впервые для СССР описаны по сборам с острова.

Была обработана сравнительно небольшая коллекция печеночных мхов, состоящая из сборов автора (около 70 образцов) и сборов В. В. Петровского и В. Ф. Шамурина (около 30 образцов). Результатом обработки явился список из 44 видовых и внутривидовых таксонов. Ранее для о. Врангеля был известен список, составленный Б. Н. Городковым (1958), насчитывающий 26 видов; 16 видов повторяются в нашей коллекции, а следовательно, 24 вида являются новыми для острова. С учетом всех имеющихся данных теперь для о. Врангеля известно 50 видов и 5 разновидностей.

Сборы, сделанные автором, относятся к району бух. Роджерса (бух. Родж.)[1] — сопки в окр. пос. Ушаковское и берега р. Нашей. Сборы Петровского и Шамурина проведены в разных районах острова: на р. Неожиданной (р. Неож.), в окр. бух. Сомнительной (бух. Сом.), на р. Мамонтовой (р. Мам.), по ручью Хрустальному (руч. Хр.), на р. Хищников (р. Хищ.), в окр. бух. Драги

---

[1] В скобках указываются сокращенные наименования районов сбора.

(бух. Др.) и по ручью Драги (руч. Др.), в окр. зал. Дублицкого (зал. Дубл.) и на перевале Медвежьем (пер. Медв.). Именно в этих материалах были обнаружены 2 новых для СССР и редких вообще вида: *Metacalypogeia schusteriana* (бух. Др. и р. Хищ.) и *Cryptocolea imbricata* (р. Неож.), подробное описание которых с рисунками сделано автором ранее (Жукова, 1978).

Флористический список представлен 44 видовыми и внутривидовыми таксонами, относящимися к 2 порядкам, 17 семействам, 26 родам, расположенным по системе K. Müller (1951). Ведущие места принадлежат семействам: *Lophoziaceae* — 6 родов, 14 видов; *Scapaniaceae* — 2 рода, 6 видов; *Jungermanniaceae* — 3 рода, 4 вида; распределение типичное для арктических районов. В списке при видах указаны районы сбора, наличие органов размножения и повторность в гербарных образцах (чаще всего встречаются виды, постоянно и многократно отмечаемые и в других арктических районах: *Tritomaria quinquedentata*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Cephaloziella arctica*, *Sphenolobus minutus*, *Lophozia alpestris* и некоторые др.).

Сем. *Marchantiaceae*: *Marchantia alpestris* (Nees) Burgeff. Руч. Хр. Встречен 1 раз.

Сем. *Pelliaceae*: *Pellia* sp. Бух. Родж. 1 раз.

Сем. *Aneuraceae*: *Aneura pinguis* (L.) Dum. Р. Хищ., р. Неож., р. Мам., бух. Родж., руч. Хр. С антеридиями. 11 раз.

Сем. *Ptilidiaceae*: *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe. Р. Хищ., р. Неож., р. Мам., бух. Родж. 13 раз.

Сем. *Blepharostomaceae*: *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete* Bryhn et Kaal. Р. Хищ., р. Неож., р. Мам., бух. Родж., руч. Хр. С периантиями. 25 раз. *Lophachaete frye* (Perss.) Schust. Р. Неож., бух. Родж. 2 раза.

Сем. *Hygrobiellaceae*: *Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trevis. Бух. Родж. Со спорогонами. 12 раз.

Сем. *Lophocoleaceae*: *Chiloscyphus pallescens* (Ehrh.) Dum. Бух. Родж., 1 раз.

Сем. *Lophoziaceae*: *Lophozia alpestris* (Schleich.) Evans. Р. Хищ., р. Неож., бух. Родж., руч. Хр. С выводковыми почками и периантиями. 20 раз. *L. excisa* (Dicks.) Dum. Бух. Родж. С выводковыми почками. 4 раза. *L. wenzelii* (Nees) Steph. Р. Неож., бух. Родж. С выводковыми почками. 2 раза. *L. pellucida* Schust. Бух. Др. 1 раз. *L. opacifolia* Culamann. Р. Неож. 1 раз. *L. collaris* (Nees) Schust. Р. Хищ., бух. Родж. 2 раза. *Leiocolea heterocolpa* (Thed.) Buch. Р. Хищ., бух. Родж., руч. Хр. С выводковыми почками. 3 раза. *L. heterocolpa* var. *harpanthoides* (Bryhn et Kaal.) Schust. Бух. Родж. 4 раза. *Sphenolobus minutus* (Cranz) Steph. Р. Неож., бух. Родж., руч. Хр. 21 раз. *Tritomaria quinquedentata* (Huds) Buch. Р. Хищ., р. Мам., бух. Сом., руч. Хр., пер. Мед. С выводковыми почками. 29 раз. *T. heterophylla* Schust. Бух. Родж. С выводковыми почками. 6 раз. *Mesoptychia sahlbergii* (Lindb. et Arn.) Evans. Бух. Родж. 1 раз. *Orthocaulis binsteadii* (Kaal.) Buch. Р. Неож. 1 раз. *O. kunzeanus* (Hüben.) Buch. Р. Хищ., р. Мам., бух. Родж., руч. Хр. 10 раз. *O. quadrilobus* (Lindb.) Buch. Бух. Родж. 13 раз.

Сем. *Marsupellaceae*: *Gymnomitrion corallioides* Nees. Бух. Родж. 3 раза.

Сем. *Jungermanniaceae*: *Solenostoma levieri* (Steph.) Steph. С периантиями и спороношением. Бух. Родж. 1 раз. *S. pumilum* subsp. *pumilum* (With.) K. Müll. Бух. Родж. 1 раз. *S. pumilum* subsp. *polaris* (Berggr.) Schust. Бух. Родж. 4 раза. *Nardia geoscyphus* (DeNot.) Lindb. Бух. Родж. С периантиями и спороношением. 4 раза. *Cryptocolea imbricata* Schust. Р. Неож. 2 раза.

Сем. *Southbiaceae*: *Arnellia fennica* (Gotche) Lindb. Зал. Дубл., бух. Родж. 3 раза.

Сем. *Plagiochilaceae*: *Plagiochila arctica* Bryhn et Kaal. Бух. Родж. 3 раза.

Сем. *Scapaniaceae*: *Diplophyllum taxifolium* (Wahl.) Dum. Р. Неож., бух. Родж., руч. Хр., пер. Мед. 13 раз. *Scapania degenii* Shiffn. Р. Неож., руч. Хр. С выводковыми почками. 2 раза. *S. gymnostomophila* Kaal. Р. Хищ., бух. Родж. С выводковыми почками. 7 раз. *S. brevicaulis* Tayl. Бух. Родж. 1 раз. *S. cuspiduligera* (Nees) K. Müll. Бух. Родж. С выводковыми почками. 1 раз. *S. scandica* (Arn. et Perss.) Macvic. Бух. Родж. С выводковыми почками. 1 раз.

Сем. *Cephaloziellaceae*: *Cephaloziella arctica* Bryhn et Douin. Р. Неож., бух.

Родж., пер. Мед. С периантиями. 32 раза. *C. subdentata* Warnst. Бух. Роджю 2 раза.

Сем. *Cephaloziaceae*: *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dum. С периантиями. Бух. Роджю. 2 раза. *C. bicuspidata* var. *ambigua* Schust. Бух. Роджю. 2 раза. *C. pleniceps* (Aust.) Lindb. Бух. Роджю. 1 раз.

Сем. *Calypogeiaceae*. *Metacalypogeia schusterana* Hatt. et Mizut. Р. Хищ., бух. Др. 2 раза.

Сем. *Radulaceae*: *Radula prolifera* Arn. Р. Хищ., р. Неож. 2 раза.

Характер и форма роста печеночников о. Врангеля обычные для всех северных районов, о чем неоднократно говорилось ранее в других статьях. 10 видов были встречены с выводковыми почками, 3 вида — с периантиями. *Lophozia alpestris* — и с выводковыми почками, и с периантиями. 3 вида отмечены со спороношением, а у *Aneura pinguis* — антеридии.

В настоящий момент имеются несколько относительно полных списков печеночных мхов для некоторых арктических островов: Большой Ляховский — 55 видов (Жукова, 1982), Котельный — 45 видов (Жукова, Сумина, 1976), Шокальского — 34 вида (Жукова, Ребристая, 1987*а*), Белый — 46 видов (Жукова, Ребристая, 1987*б*) и Врангеля — 50 видов. Общий список для этих островов насчитывает 87 видов, из них 17 видов встречены на всех островах и составляют ядро арктической островной флоры, на эти виды приходится от 31 до 54 % состава каждого списка. Только на островах Белом и Шокальского отмечен *Prasanthus suecicus*; только на Котельном, Большом Ляховском и Врангеля — *Arnellia fennica*, *Aneura pinguis*, *Mesoptichia sahlbergii*, *Plagiochila arctica*, *Scapania hyperborea* и *S. paludicola*; только на о. Врангеля — *Metacalypogeia schusterana*, *Cryptocolea imbricata*, *Lophozia pellucida*, *Solenostoma sphaerocarpum*.

По нашим многолетним данным, для п-ова Таймыр на сегодняшний день известно 115 видов печеночных мхов, и сравнение их с печеночниками арктических островов показывает, что из 87 островных видов известен 71 для Таймыра, что составляет 62 % его флоры печеночников. Из видов, найденных на арктических островах, только *Cryptocolea imbricata* и *Metacalypogeia schusteriana*, отчасти *Lophozia heteromorpha* и *L. pellucida* являются пока очень редкими, остальные встречаются в других районах Арктики.

ЛИТЕРАТУРА

Городков Б. Н. Почвенно-растительный покров о. Врангеля. — В кн. Растительность крайнего севера СССР и ее освоение. Вып. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 5—58. — *Жукова А. Л.* Два интересных вида печеночных мхов с о. Врангеля. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 10, с. 1460—1466. — *Жукова А. Л.* К флоре печеночных мхов о. Большой Ляховский (Новосибирские острова). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 12, с. 1669—1673. — *Жукова А. Л.*, *Ребристая О. В.* Печеночные мхи о. Шокальского (Карское море). — Новости сист. низш. раст., 1987а, т. 24, с. 203—208. — *Жукова А. Л.*, *Ребристая О. В.* К флоре печеночных мхов о. Белый (Карское море). — Новости сист. низш. раст., 1987б, т. 24, с. 208—213. — *Müller K.* Die Lebermoose Europs. — In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich und Schweiz. 1951, Bd 6, L. 2, S. 161—320.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 V 1986.

УДК 582

Бот. журн., т. 72, № 7

В. С. Чупов

О ПОЛОЖЕНИИ РОДОВ *GEITONOPLESIUM* И *SIMETHIS* В СИСТЕМЕ

V. S. CHUPOV. ON THE GENERA *GEITONOPLESIUM* AND *SIMETHIS* POSITION IN THE SYSTEM

Показано, что по данным серологического анализа роды *Simethis* и *Geitonoplesium* тяготеют к сем. *Phormiaceae*. Проведен анализ морфологических признаков, выявивший неестественность сем. *Philesiaceae*. Для более уверенного суждения о систематических связях указанных родов требуются дополнительные морфологические и эмбриологические исследования.

В настоящей статье в дополнение к опубликованным ранее данным по сравнительно-серологическому исследованию однодольных (Чупов, Кутявина, 1978, 1980, 1981а, б; Чупов, 1984а, б) приводятся результаты, относящиеся к родам *Simethis* Kunth и *Geitonoplesium* A. Cunn. Применялась методика иммуноэлектрофоретического анализа водорастворимых белков семян. Подробно методика и используемый материал описаны в первой из вышеупомянутых работ. Результаты анализа приведены в табл. 1. Для каждой применявшейся антисыворотки указаны число обнаруживаемых дуг преципитации и визуальная оценка интенсивности их окраски в баллах. Так, запись 1×20+1×10 означает, что на фореграмме обнаруживаются одна дуга интенсивностью 20 баллов и одна дуга интенсивностью 10 баллов. В гомологичных реакциях указывается число полос в порядке убывания их интенсивности.

Результаты и обсуждение

Как следует из табл. 1, белки семян *Simethis planifolia* и *Geitonoplesium cymosum* дают наиболее сильную реакцию с антисывороткой, полученной к белкам семян *Phormium coelensoi*. Этот род, традиционно вслед за A. Engler (1888) и K. Krause (1930) помещавшийся в подсем. *Asphodeloideae* сем. *Liliaceae* s. l., в последнее время стал выделяться в монотипное (Huber, 1969; Dahlgren, Clifford, 1982) или олиготипное (вместе с родами *Dianella* Lam. *Stypandra* R. Br., *Excremis* Willd.) (Takhtajan, 1980) сем. *Phormiaceae*. Необходимость предпринятого выделения подтверждается данными серологического анализа (Чупов, Кутявина, 1978, 1981а). С его помощью было показано, что по иммунохимиче-

ТАБЛИЦА 1

Интенсивность серологических реакций белков семян некоторых однодольных (число дуг преципитации и их оценка в баллах)

Вид	Антисыворотка к белкам семян								
	Dracaena draco L.	*Asparagus schoberioides* Kunth	*Nothoscordum fragrans* Kunth	*Yucca aloifolia* L.	*Ruscus ponticus* Woronow	*Ornithogalum montanum* Cyr.	*Phormium coelensoi* Hook.	*Veratrum californicum* Durand	*Lilium monadelphum* Bieb.
Phormium coelensoi Hook.	0	1×5	1×10	1×10	1×5	1×10	2.1	1×5	0
Simethis planifolia (Vaud.) Gr. et Godr.	0	0	0	1×10	1×5	1×5	1×30+ +1×20	0	0
Geitonoplesium cymosum A. Cunn.	0	0	0	1×5	0	0	2×20+ +1×5	0	0
Alstroemeria aurantiaca D. Don	—	—	—	0	0	0	0	—	—

ским свойствам белков семян род *Phormium* Forst. может быть сближен с родами *Dianella* и *Hemerocallis*, но не с представителями сем. *Asphodelaceae*.

Филогенетическая близость родов *Phormium* и *Dianella*, открываемая серологическим методом, подтверждается сходством чрезвычайно специфического строения их листьев, имеющих уплощенный черешковидный участок, раскрывающийся внизу во влагалище, а вверху — в линейную пластинку листа. Подобное строение листьев, кроме относящегося к другому подклассу однодольных семейства *Rapotaceae*, имеют еще только виды родов *Stypandra* и *Excremis*, обычно сближаемых с родом *Dianella* и несомненно относящихся к этой же группе. M. Cave (1975) показала, что роды *Phormium*, *Dianella* и *Stypandra* имеют сходные эмбриологические признаки. Кроме того, для всех трех родов характерна трихотомосулькатная пыльца (Куприянова, 1948; Эрдтман, 1956; Schulze, 1982a). Виды этих родов имеют налегающие или викарирующие ареалы в Южном полушарии. Лишь некоторые виды рода *Dianella* проникают в тропики по другую сторону экватора.

Открываемая серологическим методом близость рода *Hemerocallis* к перечисленным выше родам может быть подтверждена сходством некоторых деталей строения его завязи с завязью рода *Phormium*. У обоих этих родов перегородки завязи содержат чрезвычайно мощные, неправильно и сильно разветвленные нектарники, отличающиеся от нектарников других изученных однодольных. Они снабжены также необычайно мощными и разветвленными проводящими пучками (Schniewind-Thies, 1897).

По эмбриологическим признакам род *Hemerocallis* характеризуется довольно значительным сходством с представителями сем. *Phormiaceae* (Cave, 1955, 1975; Чупов, Кутявина, 1981б), но имеет обычную для однодольных однобороздную пыльцу и линейные безчерешковые листья. Шестнадцать видов этого рода произрастают от крайнего востока Азии до Западной Европы, где род представлен одним видом. На основании того, что виды сем. *Phormiaceae* обладают рядом специфических признаков, отсутствующих у видов рода *Hemerocallis*, в предыдущей работе мы пришли к выводу, что этот род может рассматриваться как анцестральный по отношению к представителям сем. *Phormiaceae*. Теперь мы можем добавить к этим таксонам роды *Simethis* и *Geitonoplesium*.

Simethis planifolia (Vaud.) Gren. et Gord. — единственный представитель монотипного рода, встречается в приатлантических областях от Северной Африки до Ирландии. Обычно его сближают с родами, составляющими подсем. *Asphodeloideae* сем. *Liliaceae* s. l. (Engler, 1888; Krause, 1930; Melchior, 1964) или сем. *Asphodelaceae* (Hutchinson, 1973; Takhtajan, 1980). Engler (1888), Krause (1930), W. Schulze (1982a) и H. Melchior (1964) помещают в это же подсемейство и роды *Phormium*, *Dianella* и другие, относимые в настоящее время к отдельному сем. *Phormiaceae*, иногда выделяя и сем. *Dianellaceae* (Dahlgren, 1975; Takhtajan, 1980; Dahlgren, Clifford, 1982).

К сожалению, род *Simethis* редко встречается в живых коллекциях и сравнительно слабо изучен. В настоящее время мы можем отметить, что он, так же как и роды сем. *Phormiaceae*, обладает трихотомосулькатной пыльцой (Beug, 1963; Schulze, 1982a). У однодольных этот тип пыльцы довольно редок и, кроме родов *Simethis*, *Phormium*, *Dianella*, *Stypandra*, *Excremis*, отмечен в родах *Arnocrinum* Endl. et Lehem., *Caesia* R. Br., *Hensmania* Fitzgerald, *Herpolirion* Hook. fil., *Hodgsonia* Hook. fil. et Thoms., *Pasithea* D. Don, *Tricoryne* Kunth, *Corynotheca* F. Muell., *Johnsonia* R. Br., у некоторых *Arecaceae* и видов рода *Cyanastrum* Oliv. У видов родов *Bulbinella* Kunth, *Hawortia* Duval., *Smilax* Tourn. и *Geitonoplesium* трихотомосулькатная пыльца встречается наряду с однобороздной у одних и тех же видов (Куприянова, 1948; Эрдтман, 1956; Schulze, 1982a). За исключением шести последних таксонов, все остальные входят в подсем. *Anthericoideae* сем. *Asphodelaceae*. Кроме рода *Excremis*, произрастающего в Южной Америке, все они распространены в Австралии и на прилегающих территориях. За этими пределами таксоны с трихотомосулькатной пыльцой достаточно редки (*Simethis* — Европа, Северная Африка; *Excremis*, *Pasitheae* — Южная Америка; *Bulbinella*, *Hawortia*, *Cyanastrum*, *Caesia* — Африка). В связи с этим встает вопрос о систематическом положении таксонов, обладающих трихотомосулькатной пыльцой. И географически, и палинологически они ближе к сем. *Phormiaceae*, чем к *Asphodelaceae*. Если их близость к сем. *Phormiaceae* подтвердится, то ценность палинологических доказательств близости рода *Simethis* к сем. *Phormiaceae* значительно повысится.

Для такого сближения имеются некоторые основания. Правда, все они требуют дальнейшей разработки, так как специального анализа связей, указываемых в настоящей работе, еще не проводилось. Во всяком случае, Schulze (1982а) отмечает наличие морфологического сходства между *Dianelleae* и другими австралийскими родами, обладающими трихотомосулькатной пыльцой. К сожалению, разбора признаков, на которых основывается это заключение, Schulze не производит. R. Dahlgren и H. Clifford (1982) указывают, что роды *Caesia* и *Johnsonia* имеют сходные с родом *Simethis* семенные придатки. Вообще, эти авторы выражают сомнение в принадлежности рода *Simethis* к сем. *Asphodelaceae*.

Т. В. Егорова (1982) указывает, что сем. *Asphodelaceae* свойствен особый тип строения тычинок, при котором конец тычиночной нити входит в особое влагалище на спинной поверхности связника, а также отмечает, что *Simethis planifolia* имеет тычинки такого же типа. Этот признак был изучен нами у многих однодольных (Чупов, 1984б). Оказалось, что асфоделоидный тип тычинок встречается также у видов рода *Phormium*, *Ixiolirion* Fisch. и *Muscari* Mill. Кроме того, нами отмечен еще и гипоасфоделоидный тип — влагалище тычиночной нити располагается с адаксиальной стороны связника (род *Libertia* из сем. *Iridaceae*).

Таким образом, наличие асфоделоидных тычинок не может рассматриваться как безоговорочное доказательство принадлежности рода *Simethis* к сем. *Asphodelaceae*. Этот признак, так же как и тип пыльцевых зерен, характеризует более широкую, чем семейство, группу таксонов, куда входит и сем. *Phormiaceae*.

Cave (1975), детально изучившая эмбриологические признаки многих однодольных, считает, что для родов группы *Phormium—Dianella* характерны трихотомосулькатная пыльца, симультанное деление микроспороцитов, отсутствие париетальных клеток при формировании нуцеллуса. Некоторые данные по этим признакам, касающиеся сем. *Asphodelaceae*, приведены в работе Schulze (1982а). Выяснение типа делений в материнской клетке пыльцы у представителей трибы *Johnsonieae* и видов рода *Simethis* было бы очень важно для выяснения родственных отношений в этой группе.

Хочется также обратить внимание исследователей, занимающихся анатомией семенной кожуры, на то, что толстая, инкрустированная фитомеланом спермодерма *Simethis planifolia* может оказаться сходной по строению с семенными оболочками таких родов, как *Dianella*, *Geitonoplesium*, *Eustrephus*. Полезным может быть и исследование опушения тычиночных нитей, которое у *Simethis planifolia* и *Stypandra glauca* R. Br. кажется очень похожим.

Ранее (Чупов, 1984б) мы показали, что одним из признаков, указывающих на уровень эволюционной продвинутости, является число жилок в листочках околоцветника. По этому признаку род *Simethis*, имеющий 7 жилок в листочках наружного круга и 5 в листочках внутреннего, более сходен с представителями сем. *Phormiaceae*, у которых отмечено не менее пяти жилок в листочках внешнего круга и не менее трех во внутреннем круге. В сем. *Asphodelaceae* Kunth, за исключением родов *Aloë* и *Gasteria*, листочки околоцветника имеют одну, в редких случаях 3 жилки.

Даже если удалить из сем. *Asphodelaceae* роды трибы *Johnsonieae*, то и тогда оно будет обладать некоторыми признаками, общими с сем. *Phormiaceae*: асфоделоидные тычинки, изредка встречающаяся в родах *Bulbine* и *Havortia* трихотомосулькатная пыльца, симультанный тип образования микроспор. Наряду с распространенной в семействе красной или желтой окраской цветков эти признаки указывают на анцестральный характер сем. *Asphodelaceae* в порядке *Asparagales*. По серологическим данным, по уровням развития сосудов обезлиственного цветоносного стебля, листочков околоцветника с малым числом жилок, по строению септальных нектарников оно стоит ближе к другим семействам этого порядка.

По приведенным в табл. 1 данным серологического анализа, к сем. *Phormiaceae* тяготеет также и монотипный род *Geitonoplesium*, произрастающий в восточной Австралии, на Новой Гвинее, Малых Зондских островах и в Новой Каледонии. Так же как и остальные *Phormiaceae*, он обладает в основном трихотомосулькатной пыльцой (Эрдтман, 1956; Schulze, 1982b). У растений из Новой Каледонии обнаружены более крупные однобороздные пыльцевые зерна. Как указывалось выше, возможно, и по строению семенной кожуры этот род окажется схожим с другими *Phormiaceae*. Пока мы не можем привести дополнительных доказательств указанной точки зрения. Правда, J. Schlittler (1949, 1955) и, со ссылкой на него, Schulze (1982b) сближают *Geitonoplesium* и *Dianelleae*. Но Schulze делает это в основном по данным палинологических и ареалогических исследований, а Schlittler опирается на одностороннюю концепцию эволюционных преобразований с преобладающим вниманием к изменению вегетативных органов. Этот подход развивается в ущерб выявлению родственных систематических связей, в результате чего, согласно Schlittler, линия, идущая от *Geitonoplesium* к *Dianella* и далее к *Muscari*, заканчивается родом *Tulipa*. Она прекрасно иллюстрирует в общем справедливую идею о часто наблюдаемой в процессе эволюции редукции вегетативного тела растения, но составлена из таксонов, относящихся к различным филогенетическим линиям. Учитывая, что в другой работе Schlittler (1965) предлагает выводить *Luzariagoideae* из *Ericaceae*, игнорируя всю совокупность данных, разделяющих два класса покрытосеменных, следует с большой осторожностью относиться к выводам этого автора.

Приближая к сем. *Phormiaceae* род *Geitonoplesium*, видимо, можно присоединить сюда и род *Eustrephus* R. Br., сходный с ним габитуально и по типу ареала. Правда, *Eustrephus* отличается от остальных родов однобороздной пыльцой, а также типом деления в микроспорогенезе.

Остальные роды сем. *Philesiaceae* Dum., к которому обычно относят роды *Geitonoplesium* и *Eustrephus* (*Lapageria* Ruiz et Pav., *Philesia* Comm., *Luzariaga* Ruiz et Pav., *Behnia* Didrichsen), так сильно отличаются от них по целому комплексу признаков (Schlittler, 1949, 1951; Cave, 1966; Takhtajan, 1980; Schulze, 1982b), что говорить об их близком родстве затруднительно. В табл. 2 приведены наиболее важные характеристики. Судя по характеру распределения их среди семейств однодольных (Чупов, 1984б), роды *Geitonoplesium* и *Eustrephus*, с одной стороны, и *Philesia*, *Lapageria* и *Luzariaga* — с другой, относятся не только к разным семействам, но и к разным порядкам.

ТАБЛИЦА 2

Морфолого-анатомические признаки представителей сем. *Philesiaceae* (по: Fahn, 1954; Федотова, 1985; Чупов, 1984б с дополнениями)

Признаки	*Geitonoplesium*	*Eustrephus*	*Lapageria*	*Philesia*	*Luzariaga*
Элементы проводящей системы в корнях	Сосуды	Сосуды	Сосудистые трахеиды	Сосудистые трахеиды	Сосудистые трахеиды
Число перекладин в перфорационных пластинках	0	0—4	150—700	70—130	50—110
Расположение пыльников на тычинках	—	Маргинально-адаксиальное	Абаксиальное	Абаксиальное	Маргинально-абаксиальное
Нектарники	—	Отсутствуют	Перигониальные	Перигониальные	Перигониальные
Жилкование листьев	Дугонервное	Дугонервное	Сетчатонервное	Сетчатонервное	Сетчатонервное
Окраска семян	Черная	Черная	Светло-желтая	—	Светло-желтая
Строение кожуры семян	Из производных наружного интегумента	Из производных наружного интегумента	Из производных обоих интегументов	Из производных обоих интегументов	Из производных обоих интегументов

На основании существующего у рода *Geitonoplesium* поворота листовой пластинки его иногда сближают с сем. *Alstroemeriaceae* (Hutchinson, 1973). Серологические данные, так же как и данные небольшого эмбриологического исследования Cave (1966), не дают доказательств в пользу подобного предположения.

ЛИТЕРАТУРА

Егорова Т. В. Семейство асфоделовые (*Asphodelaceae*). — В кн.: Жизнь растений. Т. 6. М.: Просвещение, 1982, с. 127—128. — *Куприянова Л. А.* Морфология пыльцы однодольных растений. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1, 1948, т. 7, с. 163—262. — *Федотова Т. А.* Сем. *Philesiaceae.* — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Л.: Наука, 1985, с. 126—128. — *Чупов В. С.* Положение сем. *Liliaceae* s. str. (подсемейство *Lilioideae* семейства *Liliaceae* s. lato) в системе. Серологическое исследование. — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 6, с. 762—771. — *Чупов В. С.* Положение семейства *Liliaceae* s. str. (подсемейство *Lilioideae* семейства *Liliaceae* s. lato) в системе. Анализ признаков. — Бот. журн. 1984б, т. 69, № 11, с. 1451—1461. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Сравнительное иммуноэлектрофоретическое исследование белков семян лилейных. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 4, с. 473—493. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Филогения некоторых групп лилейных по данным серологического анализа. — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980, с. 101—110. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Серологические исследования в порядке *Liliales.* 1.— Бот. журн., 1981а, т. 66, № 11, с. 76—81. — *Чупов В. С., Кутявина Н. Г.* Серологические исследования в порядке *Liliales.* 2. — Бот. журн., 1981б, т. 66, № 3, с. 408—416. — *Эрдтман Г.* Морфология пыльцы и систематика растений. 1. Покрытосеменные. М.: ИЛ, 1956. 468 с. — *Beug H.-J.* Leitfaden der Pollenbestimmungen für Mitteleuropa und angrenzenden Gebiete. Jena: Fischer, 1963. 63 S. — *Cave M. S.* Sporogenesis and the female gametofite of *Phormium tenax.* — Phytomorphology, 1955, vol. 5, N 10, p. 247—253. — *Cave M. S.* The female gametophytes of *Lapageria rosea* and *Philesia magellanica.* — Gayana, 1966, N 15, p. 25—32. — *Cave M. S.* Embryological studies in *Stypandra* (*Liliaceae*). — Phytomorphology, 1975, vol. 25, N 1, p. 95—99. — *Dahlgren R.* The distribution of characters within an angiosperm system. 1. Some embryological characters. — Bot. notis., 1975, vol. 128, N 1, p. 181—197. — *Dahlgren R., Clifford H. T.* The Monocotyledons. A comparative study. London; New York: AP, 1982. 378 p. — *Engler A. Liliaceae.* — In: Engler A., Prantl K. Die Naturlichen Pflanzenfamilien. Bd 1. 2. Aufl. Leipzig: Engelmann, 1888, S. 10—90. — *Fahn A.* Metaxilem elements in some Families of the Monocotyledonae. — New Phytol., 1954, vol. 53, N 3, p. 530—540. — *Huber H.* Die Samenmerkmale und Verwandsschaftsverhältnisse der Lilienfloren. — Mit. Bot. Staats. München, 1969, Bd 8, S. 219—538. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. 3 ed. Oxford : Clarendon Press, 1973. 968 p. — *Krause K. Liliaceae.* — In: Engler A., Prantl K. Die Naturlichen Pflanzenfamilien. Bd 15 a. 2. Aufl. Leipzig: Engelmann, 1930, S. 227—386. — *Melchior H.* Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd 2. 12. Aufl. Berlin—Nikolassee: Bornträger, 1964. 666 S. — *Schlittler J.* Die systematische Stellung der Gattung *Petermannia* F. v. Muell. und ihre phylogenetischen Beziehungen zu den *Luzuriagoideae* Engl. und den *Dioscoreaceae* Lindl. — Vierteljahrs. Nat. Ges. Zürich, 1949, Bd 94, N 1, S. 1—28. — *Schlittler J.* Die Gattungen *Eustrephus* und *Geitonoplesium.* Morphologische und arealgeografische Studie. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1951, Bd 61, N 2, S. 175—239. — *Schlittler J.* Vorläntige Mitteilung über die organophylogenetischen Zusammenhänge der wichtigsten Grundgestalten beiden Monokotyledonen. — Vierteljahrs. Nat. Ges, Zürich, 1955, Bd 100, N 3, S. 182—193. — *Schlittler J.* Sind die Luzuriagoideen wirkliche Liliaceen oder haben die *Ericales* und *Ternstroemidales* organophylogenetisch und stammesgeschichtlich Beziehungen zu primitiven Liliifloren? — Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1965, Bd 76, N 1, S. 96—109. — *Schniewind-Thies J.* Beiträge zur Kenntnis der Septalnectarien. Jena: Fischer, 1897. 88 S. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. — Fr.-Schil. Univ., Mat.-Nat. R., 1975, Bd 24, Hf 4, S. 403—415. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. 6 *Anthericaceae.* — Wis. Zeitschr. Fr.-Schil. Univ., Mat.-Nat. R., 1982a, Bd 31, Hf 2, S. 291—307. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. 7 *Philesiaceae.* — Wis. Zeitschr. Fr.-Schil. Univ., Mat.-Nat. R., 1982b, Bd 31, Hf 2, S. 277—283. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants. — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359. — *Wagner P.* Vessel types of the monocotyledons: a survey. — Bot. Not., 1977, Bd 130, N 4, p. 383—402.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 III 1985.

УДК 581.33 : 582.866 Бот. журн., т. 72, № 7

О. П. Камелина, О. Б. Проскурина

РАЗВИТИЕ ПЫЛЬНИКА И ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА В СЕМЕЙСТВЕ *ELAEAGNACEAE*

O. P. KAMELINA, O. B. PROSKURINA. ANTHER AND POLLEN GRAIN DEVELOPMENT IN *ELAEAGNACEAE* FAMILY

В развитии пыльника и пыльцевого зерна у представителей трех родов сем. *Elaeagnaceae* отмечены общие и отличительные черты. Всем родам свойственны формирование стенки гнезда пыльника центробежно по типу двудольных и симультанное образование тетрад микроспор. Различия наблюдаются в сроках генезиса пыльника, в особенностях дифференциации слоев стенки, в строении зрелых пыльцевых зерен — у *Elaeagnus* и *Shepherdia* они 3-клеточные, у *Hippophaë* — 2-клеточные.

Сем. *Elaeagnaceae*, в состав которого входят 3 рода и около 67 видов, в том числе имеющих народохозяйственное значение, до сих пор не может считаться всесторонне изученным, несмотря на то что на необходимость такого изучения указывалось много лет назад (Тахтаджян, 1966). Очевидно, в связи с этим положение семейства в филогенетических системах является дискуссионным и окончательно не установленным.

Как показал анализ литературных источников, до настоящего времени сем. *Elaeagnaceae* остается эмбриологически малоизученным. Отрывочные сведения по эмбриологии имеются в морфолого-систематической монографии C. Servettaz (1911), которые, однако, не могли служить основой для характеристики этого семейства. В работах V. K. Sharma (1966), M. A. Rau и Sharma (1970) кратко освещены эмбриологические процессы у *Elaeagnus conferta*; у *E. umbellata* изучен эмбриогенез (Yamazaki, 1975). В работах В. Р. Кондорской (1967а, б; 1973) представлены материалы по эмбриологии *Hippophaë rhamnoides*. Род *Shepherdia* вообще не изучался.

В связи с недостаточной изученностью родов сем. *Elaeagnaceae* и отсутствием иллюстративного материала нами было проведено эмбриологическое исследование нескольких видов рода *Elaeagnus*, *Shepherdia canadensis* и *Hippophaë rhamnoides*. Материалы исследования легли в основу составления эмбриологической характеристики этого семейства, которая вошла в четвертый том «Сравнительной эмбриологии цветковых растений».

Настоящая статья посвящена детальному освещению процессов развития мужских эмбриональных структур в сем. *Elaeagnaceae* и сравнительному анализу отдельных эмбриологических признаков, присущих родам этого семейства.

Материал и методика исследования

Исследовались 5 видов рода *Elaeagnus*: *E. angustifolia*, *E. argentea*, *E. multiflora*, *E. songarica*, *E. umbellata*; *Shepherdia canadensis* и *Hippophaë rhamnoides*. Все исследованные виды — небольшие деревья (до 6 м выс.) или кустарники, характерной особенностью которых является звездчато-чешуйчатое опушение всех частей растения, в результате чего они имеют серебристый, золотистый или буроватый оттенок листвы и молодых веточек. Цветки с простым околоцветником, состоящим из 4-членной (у *Elaeagnus* и *Shepherdia*) и 2-членной чашечки (у *Hippophaë*). Лепестки отсутствуют. Тычинки у представителей рода *Elaeagnus* приросшие к чашечке, у *Shepherdia* и *Hippophaë* — свободные, чередующиеся с нектарниками. Пыльники у видов родов *Elaeagnus* и *Shepherdia* — прикрепленные к нити в центре спинки, у *Hippophaë* — базально прикрепленные на коротких нитях. У видов родов *Elaeagnus* и *Hippophaë* пыльников 4, у *Shepherdia* — от 8 до 12 в каждом цветке (рис. 1, *1—3*). Виды *Elaeagnus* — растения однодомные, *Shepherdia* и *Hippophaë* — двудомные. У мужского растения *Shepherdia canadensis* и *Hippophaë rhamnoides* цветки собраны в небольшие кистевидные соцветия, цветки маленькие, невзрачные. У видов *Elaeagnus* соцветия, как и цветки, более крупные. Цветение видов родов *Shepherdia* и *Hippophaë* происходит до, а у видов рода *Elaeagnus* после распускания листьев,

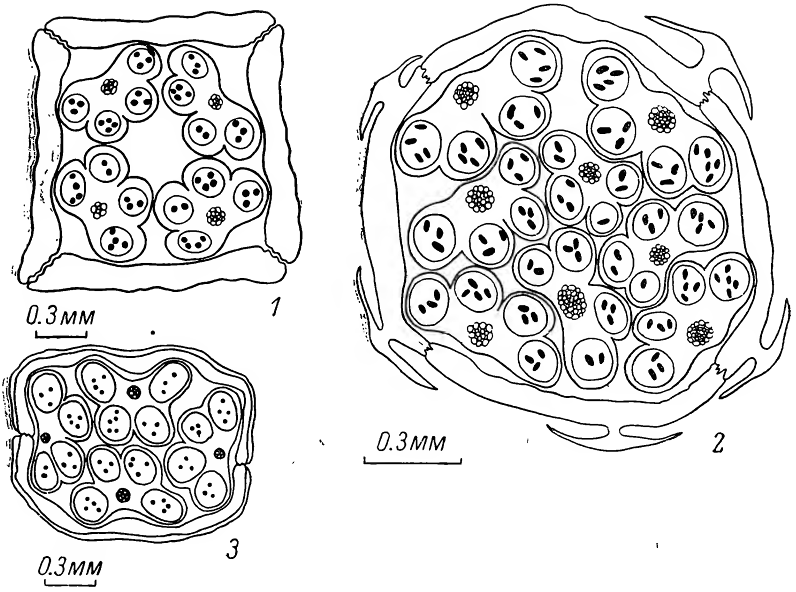


Рис. 1. Бутоны *Elaeagnus umbellata* (*1*), *Shepherdia canadensis* (2), *Hippophaë rhamnoides* (*3*) на поперечном срезе.

что в условиях Ленинграда наблюдается в конце апреля, в мае и в июне—июле соответственно.

Материал для исследования собирали как в естественных условиях произрастания видов, так и в условиях их интродукции. *E. angustifolia* — в Таджикистане (Западный Дарваз, Вахшская долина), *E. argentea*, *Sh. canadensis* и *H. rhamnoides* — в Ботаническом саду БИН АН СССР (Ленинград), *E. songarica* — в Душанбинском ботаническом саду, *E. multiflora* и *E. umbellata* — в Никитском и Батумском ботанических садах.

Фиксировали цветочные почки, бутоны разной величины и цветки. Для фиксации использовали фиксирующую смесь FAA. Постоянные препараты готовили по общепринятой методике. Окрашивали препараты кислым фуксином по Фельгену с подкраской алциановым синим и гематоксилином по Эрлиху.

Результаты исследования

Род *Elaeagnus*

Развитие пыльников и пыльцевых зерен у всех исследованных нами видов рода *Elaeagnus* происходит идентично, в течение одного вегетационного сезона.

Пыльники 4-гнездные, гнезда собраны попарно в 2 теки, соединенные связником, в центре которого проходит проводящий пучок (рис. 2, *5*). Перед созреванием пыльника гнезда в теках сливаются из-за постепенного разрушения перегородки между ними (рис. 2, *10*). Пыльники латрорзно-интрорзные (рис. 1, *1*), вскрываются продольной щелью, стенки при этом разворачиваются.

Формирование стенки гнезда пыльника осуществляется по типу двудольных. Одна или две археспориальных клетки, что видно на поперечном срезе пыльника, закладываются субэпидермально. Периклинальное деление их приводит к образованию первичного париетального и спорогенного слоев. Волны периклинальных делений увеличивают число слоев в стенке, антиклинальные деления увеличивают число клеток в каждом слое. Первичный париетальный слой делится периклинально, образуя вторичный париетальный слой и тапетум. Вторичный париетальный слой, делясь периклинально, формирует эндотеций и средний слой (рис. 2, *1*). Последний у *E. multiflora* еще раз делится периклинально, образуется 2 средних слоя (рис. 2, *2*). Таким образом, сформированная стенка пыльника состоит из эпидермиса, эндотеция, 1—2 средних

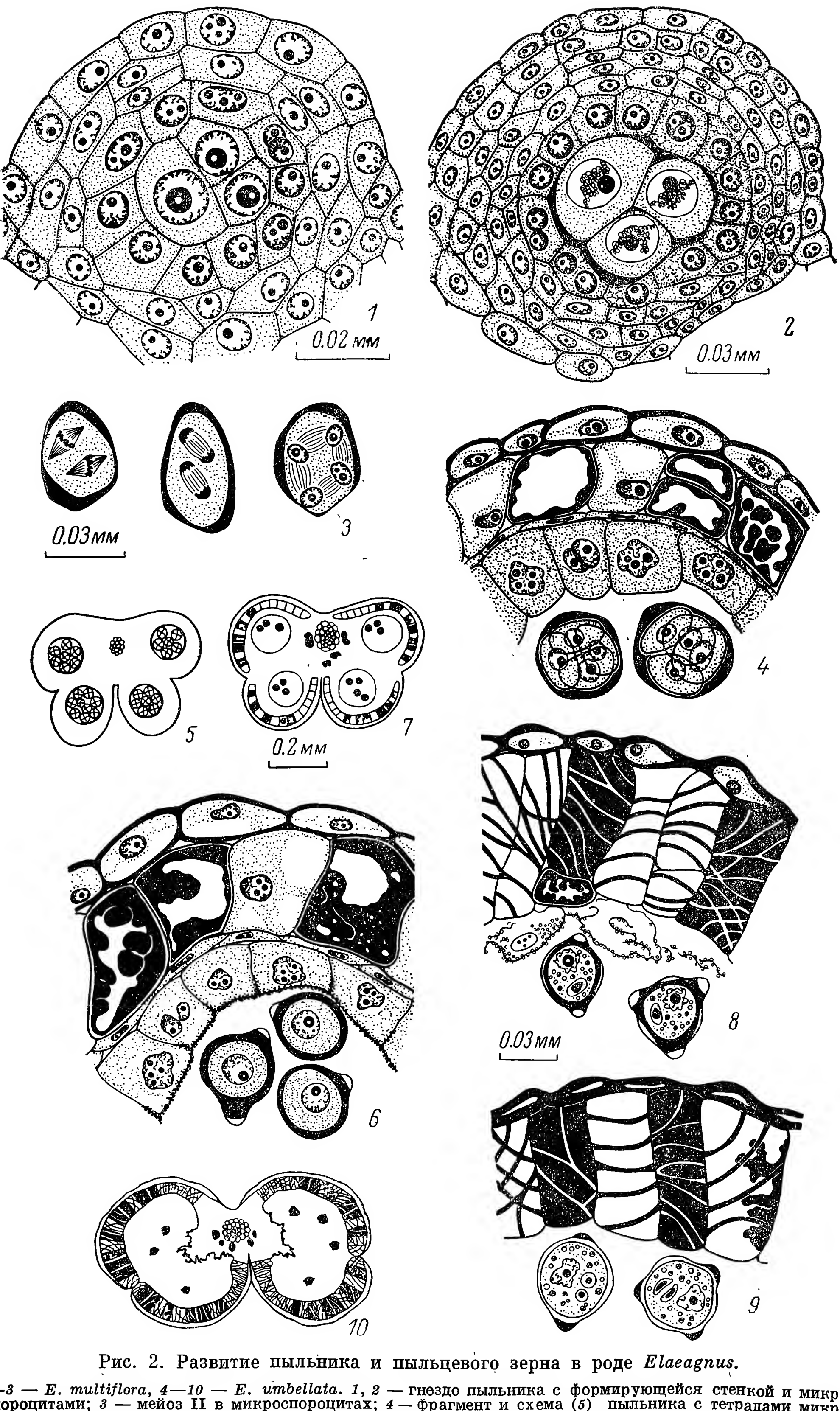


Рис. 2. Развитие пыльника и пыльцевого зерна в роде *Elaeagnus*.

1—3 — *E. multiflora*, *4—10* — *E. umbellata*. *1*, *2* — гнездо пыльника с формирующейся стенкой и микроспороцитами; *3* — мейоз II в микроспороцитах; *4* — фрагмент и схема (*5*) пыльника с тетрадами микроспор; *6* — фрагмент и схема (*7*) пыльника с микроспорами; *8* — фрагмент пыльника с 2-клеточными пыльцевыми зернами; *9* — участок стенки и схема (*10*) зрелого пыльника с 3-клеточными пыльцевыми зернами. На схемах *7* и *10* заштрихован эндотеций. *1,2,4—10* — поперечные срезы.

слоев, в отдельных клетках которых возможны дополнительные периклинальные деления, и тапетума (рис. 2, *2*). Следует отметить, что формирование стенки завершается на стадии профазы мейоза в микроспороцитах.

Тапетум однослойный, клеточный секреторный, морфологически однородный. Во время профазы мейоза в микроспороцитах ядра тапетума делятся, клетки становятся 2-ядерными. На стадии тетрад микроспор и во время вакуолизации микроспор ядра в тапетуме сливаются, клетки становятся одноядерными с крупным, неправильной формы лопастным полиплоидным ядром с большим количеством ядрышек (рис. 2, *4*, *6*). С этого же времени на поверхности клеток тапетума различимы орбикулы (рис. 2, *6*). Лизис содержимого клеток тапетума происходит довольно быстро и на стадии 2-клеточных пыльцевых зерен заметны лишь остатки его клеточных оболочек с орбикулами и изредка с остатками цитоплазмы (рис. 2, *8*). В зрелом пыльнике тапетум не сохраняется (рис. 2, *9*), как и средние слои, лизис которых начинается во время мейоза. Клетки эндотеция к концу мейоза и после него значительно увеличиваются, в них накапливаются танины (рис. 2, *4*, *6*), что у *E. umbellata* наблюдается уже на стадии микроспороцитов, а у остальных видов — после мейоза. Оболочки клеток утолщаются, со стадии 2-клеточных пыльцевых зерен в них образуются фиброзные пояски (рис. 2, *8*). В отдельных клетках отмечаются кристаллы оксалата кальция. Эпидерма представлена на ранних стадиях утолщенными клетками, покрытыми тонким слоем кутикулы (рис. 2, *2*), на поздних стадиях оболочки клеток утолщаются, содержимое постепенно исчезает (рис. 2, *4*. *6*, *8*). Стенка зрелого пыльника состоит из сжатых с утолщенными оболочками клеток эпидермы и фиброзного эндотеция, крупные клетки которого почти полностью заполнены танином (рис. 2, *9*). В отдельных клетках связника также накапливаются танины (рис. 2, *7*, *10*).

Спорогенная ткань представлена 2—3 слоями. Спорогенные клетки преобразуются в микроспороциты, в их оболочках постепенно откладывается каллоза, ядра значительно увеличиваются, цитоплазма становится плотной (рис. 2, *1*, *2*). В результате двух последующих делений мейоза симультанно образуются тетрады микроспор (рис. 2, *3*). Тетрады микроспор в основном тетраэдральные, реже изобилатеральные, в каллозных оболочках (рис. 2, *4*). После разобщения из тетрад микроспоры вначале небольшие по размеру, с ядром в центре клетки и плотной цитоплазмой, затем увеличиваются, в них появляется вакуоль, ядро смещается в пристенное положение, где делится, в результате чего образуется небольшая линзовидная генеративная клетка и более крупная вегетативная. Генеративная клетка перемещается внутрь вегетативной, становится овальной (рис. 2, *8*). Здесь она делится, образуются 2 серповидных спермия с хорошо различимой цитоплазмой и крупными ядрами. Ядро вегетативной клетки становится лопастным. Цитоплазма постепенно заполняется крахмалом и липидами (рис. 2, *9*). Зрелое пыльцевое зерно 3-клеточное.

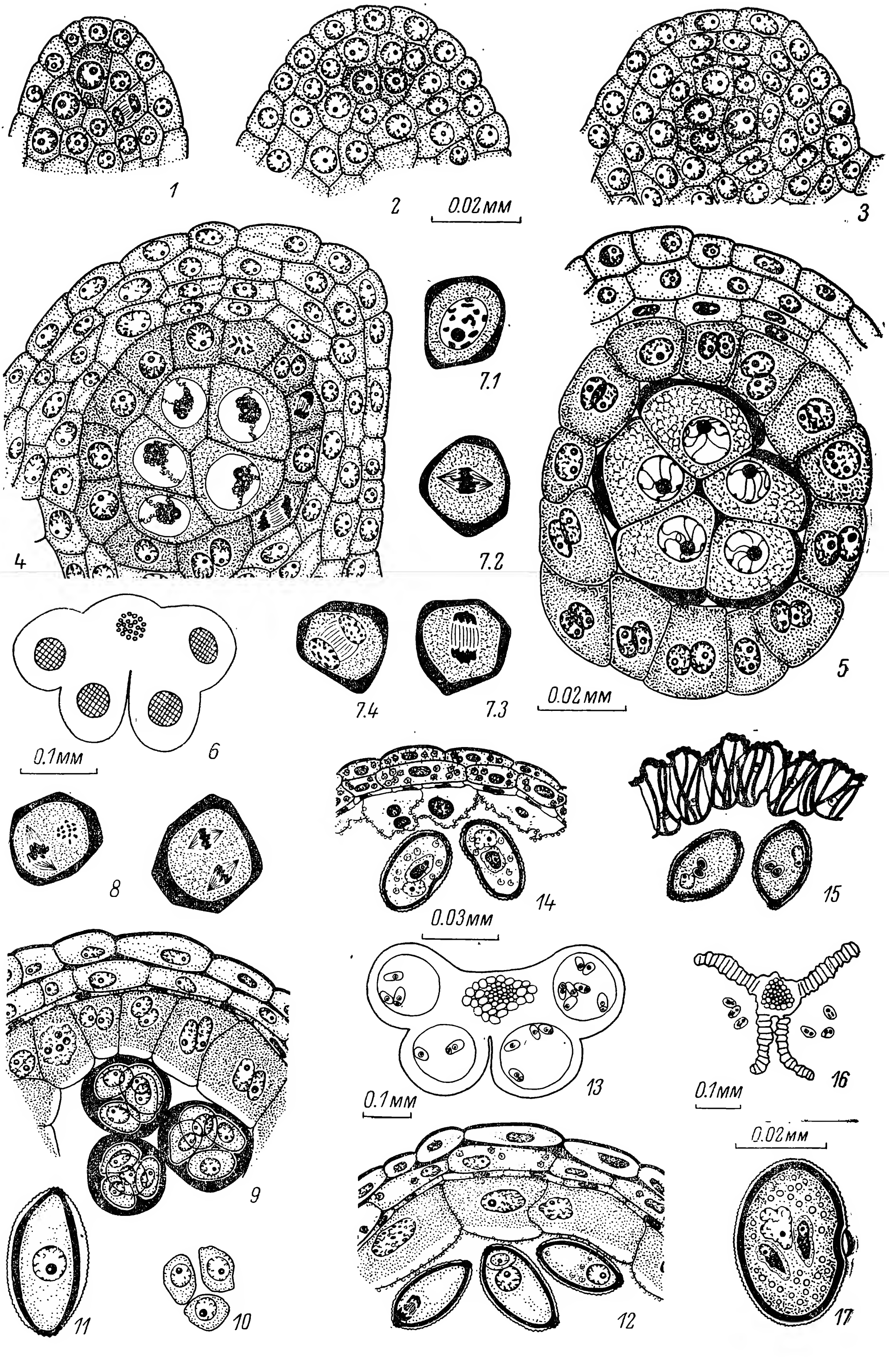
Род *Shepherdia*

Развитие пыльников происходит за 2 вегетационных сезона: от закладки археспория до образования 2-клеточных пыльцевых зерен (с июня по октябрь) в первый год и спермиогенез весной следующего года, перед цветением (апрель). Пыльники у *Sh. canadensis* — 4-гнездные, 2-тековые (рис. 1, *2*; 3, *5*, *13*). Гнезда сливаются только перед самым вскрытием пыльника. Вскрываются пыльники интрорзно продольной щелью, стенки широко расходятся (рис. 3, *16*).

Формирование стенки гнезда пыльника происходит центробежно по типу двудольных. Археспорий на поперечном срезе пыльника представлен 1—2 клетками (рис. 3, *1*), которые делятся периклинально, образуя первичную

Рис. 3. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Shepherdia canadensis*.

1—4 — формирование гнезда пыльника; *5* — фрагмент и схема (*6*) пыльника с дифференцированным тапетумом на стадии профазы в микроспороцитах; *7* — мейоз I и *8* — мейоз II в микроспороцитах; *9* — участок пыльника с тетрадами микроспор; *10* — микроспоры, разобщенные из тетрад; *11* — микроспора; *12* — фрагмент и схема (*13*) пыльника в момент образования 2-клеточных пыльцевых зерен; *14* — фрагмент пыльника с 2-клеточными пыльцевыми зернами; *15* — фрагмент и схема (*16*) зрелого вскрывшегося пыльника; *17* — зрелое 3-клеточное пыльцевое зерно.


1
2
0.02 мм
3
4
7.1
7.2
5
6
7.4
7.3
0.02 мм
0.1 мм
8
14
15
0.03 мм
13
16
0.1 мм
0.1 мм
9
0.02 мм
11
10
12
17

париетальную и спорогенную клетки (рис. 3, *2*). Первичная париетальная клетка делится на 2 слоя — тапетум и вторичный париетальный, который в свою очередь делится на эндотеций и средний слой (рис. 3, *3*). В отдельных клетках среднего слоя могут проходить периклинальные деления, в результате чего он становится нерегулярно 2-слойным (рис. 3, *4*, *6*). Сформированная стенка пыльника состоит из эпидермы, эндотеция, 1—2 средних слоев и тапетума (рис. 3, *4*). Дифференциация внутренней и наружной частей тапетума происходит одновременно. Тапетум у *Sh. canadensis* морфологически однородный, однослойный, клеточный секреторный, без реорганизации. Во время профазы мейоза клетки его становятся 2-ядерными (рис. 3, *4*, *6*). На более поздних стадиях развития клетки тапетума чаще со слившимся, неправильной формы ядром с несколькими ядрышками (рис. 3, *9*, *12*). Со стадии вакуолизированных микроспор на стенках его различимы мелкие орбикулы (рис. 3, *12*). Цитоплазма вначале плотная, зернистая, затем в ней появляются вакуоли (рис. 3, *6*, *9*). Тапетум длительно существующий, лизис его осуществляется постепенно. Даже в конце вегетации первого сезона (в октябре) на стадии 2-клеточной пыльцы он сохраняет пристенное положение и в отдельных его клетках наблюдаются остатки цитоплазмы и ядер (рис. 3, *14*). В зрелом пыльнике тапетум не сохраняется (рис. 3, *15*). Так же постепенно дегенерирует средний слой (рис. 3, *9*, *12*, *14*). Эндотеций дифференцируется поздно. Клетки эндотеция слегка увеличиваются по сравнению с изначальным состоянием (рис. 3, *6*, *9*, *12*), их оболочки утолщены так же, как у эпидермы, наружная стенка которой покрыта тонкой кутикулой. В первый год развития пыльников фиброзных поясков в эндотеции не образуется (рис. 3, *14*), но отмечено к концу вегетации накопление большого количества крахмала в клетках эпидермы и эндотеция. Только в сезон цветения (апрель) во время спермиогенеза в пыльцевых зернах в эндотеции появляются фиброзные утолщения. Клетки эпидермы сжимаются. Стенка зрелого пыльника представлена фиброзным эндотецием (рис. 3, *15*), на котором заметны остатки кутикулы эпидермы. В связнике вокруг проводящего пучка выделяются крупные клетки, в которых накапливаются танины и жировые глобулы (рис. 3, *13*).

Первичные спорогенные клетки, делясь митотически, формируют спорогенную ткань, она 2—3-слойная, овальная на поперечном срезе (рис. 3, *4*, *6*). Микроспороциты крупные, с большими ядрами и плотной, зернистой цитоплазмой. Каллозная оболочка формируется в них в профазе мейоза сначала со стороны тапетума (рис. 3, *6*), затем и между клетками внутри ткани, так что каждый микроспороцит окружен каллозной оболочкой, которая по толщине может быть неравномерной (рис. 3, *7*, *8*). Образование тетрад микроспор происходит по симультанному типу (рис. 3, *7*, *8*). Тетрады микроспор тетраэдральные, реже изобилатеральные (рис. 3, *9*). После растворения каллозной оболочки микроспоры разобщаются из тетрад. Они мелкие, часто неправильной формы (рис. 3, *10*), затем увеличиваются в размерах, становятся овальными. Ядро вначале располагается в центре клетки (рис. 3, *11*), затем смещается к оболочке, где делится (рис. 3, *12*), в результате чего образуется линзовидная генеративная клетка (рис. 3, *12*). Генеративная клетка вначале занимает пристенное положение, затем перемещается в центр зерна, становится овальной (рис. 3, *14*). В цитоплазме вегетативной клетки накапливается крахмал, вакуоли исчезают (рис. 3, *12*, *14*). Этим завершается первый период развития пыльника, который длится с июня по октябрь. Весной года цветения происходит спермиогенез в пыльцевых зернах перед вскрытием пыльника. Генеративная овальная клетка делится, образуются 2 довольно крупных спермия, овальных с заостренным кончиком, с хорошо различимой цитоплазмой, с ярко красящимися по Фельгену ядрами и заметным ядрышком. Зрелое пыльцевое зерно 3-клеточное (рис. 3, *15*, *16*). Ядро вегетативной клетки лопастное, цитоплазма заполнена липидами и белком.

Род *Hippophaë*

Развитие пыльников у *H. rhamnoides* происходит за 2 вегетационных сезона: от археспориальной клетки и до формирования спорогенной ткани и стенки пыльника (июль—сентябрь) в первый год; микроспорогенез и развитие пыльцевых зерен — во второй год (апрель—май), перед цветением.

Пыльники у *H. rhamnoides* 4-гнездные, 2-тековые (рис. 1, *3*; 4, *7*), латрорзно-интрорзные, вскрываются продольными щелями. Перед вскрытием перегородки в теках между гнездами разрушаются (рис. 4, *11*). Формирование стенки пыльника происходит центробежно по типу двудольных. В субэпидерме меристематического бугорка пыльника закладывается 1—2-рядный тяж археспория (1—2 клетки на поперечном срезе, рис. 4, *1*). Археспориальные клетки делятся периклинально (рис. 4, *1*), образуя первичный париетальный и спорогенный слои. Первичный париетальный слой делится периклинально, отделяя внутрь тапетум и кнаружи вторичный париетальный слой (рис. 4, *2*). Вторичный париетальный слой делится периклинально, образуется эндотеций и средний слой, чем и завершается формирование стенки пыльника (рис. 4, *3*). Одновременно происходит формирование спорогенной ткани, она становится 3—4-слойной, округлой и многоклеточной на поперечном срезе (рис. 4, *2*, *3*). На этом завершается развитие пыльника в первый год вегетации. Слои стенки остаются слабо дифференцированными, почти не отличаются друг от друга. Спорогенная ткань выделяется слегка увеличенными ядрами и более плотной цитоплазмой (рис. 4, *3*).

Весной следующего года развитие пыльника продолжается. В клетках тапетума проходят антиклинальные деления, после чего они значительно увеличиваются, их ядра делятся без цитокинеза, цитоплазма становится плотной (рис. 4, *4*). Тапетум морфологически однородный. В постмейотический период многие клетки его становятся одноядерными в результате слияния 2—4 ядер (рис. 4, *6*, *8*). В клетках появляются вначале мелкие, затем более крупные вакуоли, а на оболочках — орбикулы (рис. 4, *8*). Лизис содержимого клеток тапетума происходит постепенно (рис. 4, *8*, *9*) и в зрелом пыльнике сохраняется только пленка с орбикулами (рис. 4, *10*). Единственный средний слой дегенерирует в постмейотический период (рис. 4, *6*, *8*, *9*). Клетки эндотеция увеличиваются, на ранних стадиях в них наблюдаются крахмальные зерна. С момента митоза в пыльцевом зерне в клетках эндотеция появляются фиброзные утолщения (рис. 4, *9*). Клетки эпидермы довольно крупные на ранних стадиях, наружные оболочки их в конце первого и в начале второго года вегетации покрыты кутикулой (рис. 4, *3*, *4*). В дальнейшем клетки эпидермы теряют правильную форму, кутикула растворяется (рис. 4, *8—10*). Стенка зрелого пыльника состоит из пустых, сжатых клеток эпидермы и фиброзного эндотеция (рис. 4, *10*).

Весной года цветения происходит формирование микроспороцитов и мейоз (рис. 4, *4*, *5*), в результате которого по симультанному типу образуются тетраэдральные и изобилатеральные тетрады микроспор. Микроспороциты и тетрады микроспор в каллозных оболочках неравной толщины. После разобщения из тетрад микроспоры мелкие, с ядром в центре клетки, с плотной гомогенной цитоплазмой (рис. 4, *6*). Затем появляются мелкие вакуоли, ядро смещается к стенке, где митотически делится (рис. 4, *8*, *9*). В цитоплазме в это время уже заметны липидные глобулы. Генеративная клетка сначала занимает пристенное положение, затем перемещается к центру пыльцевого зерна (рис. 4, *9*). Зрелое пыльцевое зерно 2-клеточное, ядро вегетативной клетки крупное, лопастное, рядом с ним располагается овальная генеративная клетка с крупным ядром и тонким, но хорошо заметным слоем цитоплазмы. Запасные вещества в цитоплазме вегетативной клетки — крахмал и липиды (рис. 4, *10*).

Последовательно прослеженные ранние стадии развития пыльника у *H. rhamnoides* позволяют внести следующие коррективы в ранее известные сведения (Кондорская, 1967б). Пыльники 4-, а не 2-гнездные; формирование стенки пыльника происходит центробежно (по типу двудольных), а не центростремительно; тапетум является производным первичного париетального слоя, а не вторичного археспория.

Заключение

Подробное исследование генезиса пыльников у трех родов сем. *Elaeagnaceae* — *Elaeagnus*, *Shepherdia* и *Hippophaë* — позволило выявить у них черты сходства и различия как в строении эмбриональных структур, так и в сроках, и особенностях их развития. Кратко напомним все общие, сходные для всех трех родов, черты: простой околоцветник; 4-гнездный 2-тековый пыльник,

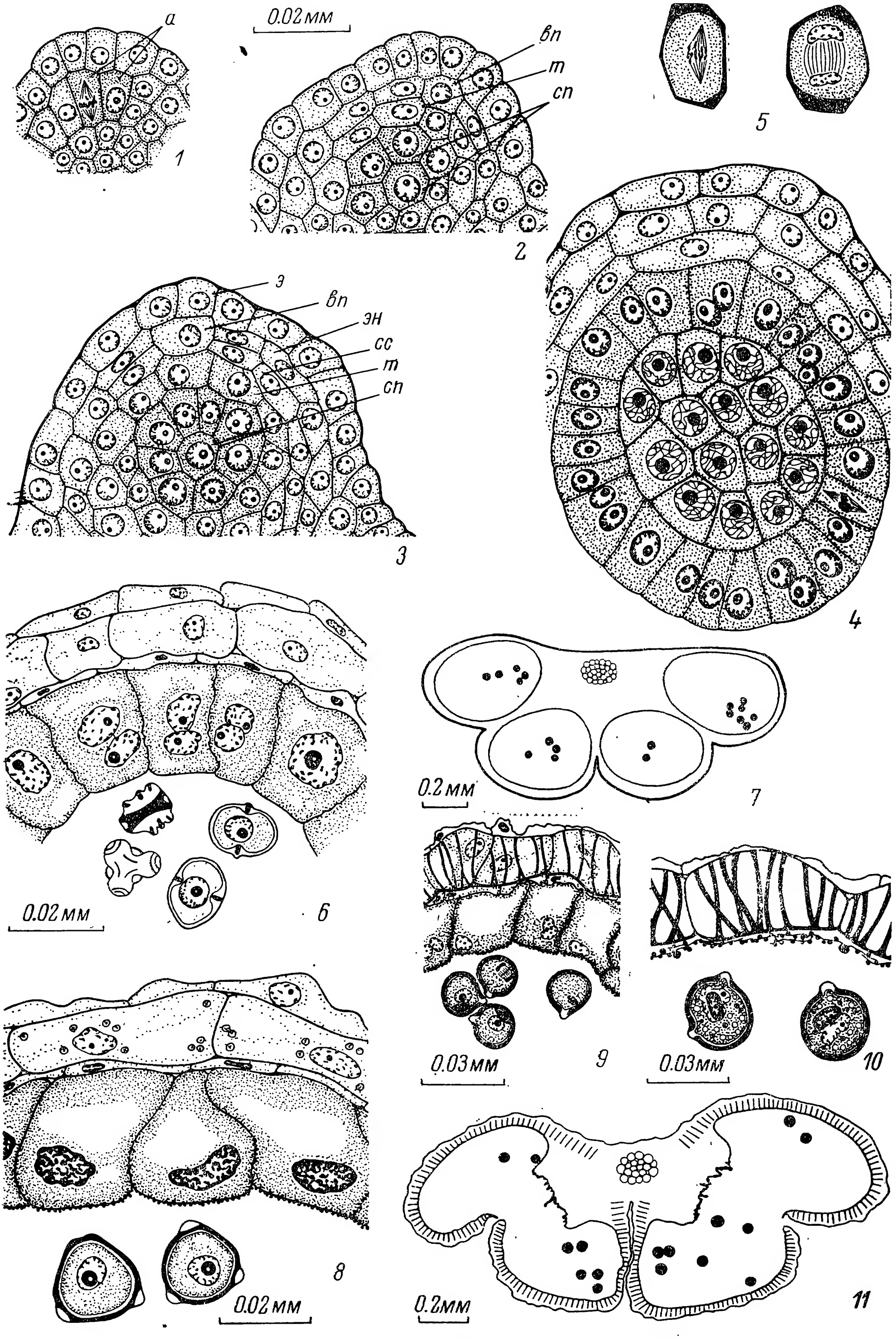


Рис. 4. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Hippophaë rhamnoides*.

1—3 — формирование гнезда пыльника; 4 — участок пыльника с дифференцированным тапетумом и микроспороцитами; 5 — мейоз I в микроспороцитах; 6—8 — фрагменты и схема (7) пыльника с микроспорами, разобщенными из тетрад (6) и перед митозом (8); 9 — участок пыльника на стадии образования 2-клеточных пыльцевых зерен; 10 — фрагмент и схема (11) зрелого пыльника с 2-клеточными пыльцевыми зернами. *а* — археспорий, *вп* — вторичный париетальный слой, *сп* — спорогенные клетки, *сс* — средний слой, *т* — тапетум, *эн* — эндотеций, *э* — эпидерма.

вскрывающийся продольными щелями; разрушение перегородок в теках и объединение гнезд перед вскрытием; формирование стенки гнезда пыльника по типу двудольных; морфологически однородный париетального происхождения тапетум секреторного типа, без реорганизации, с орбикулами; симультанный тип образования тетрад микроспор; фиброзные утолщения в эндотеции; одиночные пыльцевые зерна.

Различия наблюдаются в следующем: у *Elaeagnus* 4-членная чашечка, тычинки приросшие к чашелистикам, их 4; у *Shepherdia* 4-членная, у *Hippophaë* 2-членная чашечка, тычинки свободные, их соответственно 8 и 4 в двух кругах; у *Elaeagnus* и *Shepherdia* сформированная стенка пыльника с 1—2 средними слоями, у *Hippophaë*, как правило, с 1. У *Elaeagnus* эндотеций рано дифференцирующийся, с танинами в крупных клетках; подобного явления не наблюдается у *Shepherdia* и *Hippophaë*, где эндотеций поздно дифференцирующийся. У *Elaeagnus* лизис тапетума осуществляется быстро, у *Shepherdia* и *Hippophaë* тапетум длительно существующий. Число слоев спорогенной ткани различное: 2 у *Elaeagnus*, 3—4 у *Shepherdia* и много у *Hippophaë*; у *Elaeagnus* и *Shepherdia* зрелые пыльцевые зерна 3-клеточные, у *Hippophaë* 2-клеточные.

К этому следует добавить различные сроки генезиса пыльников: у *Elaeagnus* все развитие пыльника происходит за один вегетационный период и в более быстром темпе; у *Shepherdia* и *Hippophaë* — за два, но у *Shepherdia* большая часть процессов осуществляется в первый год и пыльники зимуют на стадии 2-клеточных пыльцевых зерен, а у *Hippophaë* — со сформированным гнездом на стадии спорогенной ткани и все остальные стадии развития наблюдаются во второй год, перед цветением.

Большое число сходных признаков в развитии мужских эмбриональных структур подтверждает близкое родство *Elaeagnus*, *Shepherdia* и *Hippophaë* и целесообразность объединения этих родов в одно семейство *Elaeagnaceae*. Наличие индивидуальных признаков, присущих каждому роду, говорит об их самостоятельности в ранге данного таксона.

ЛИТЕРАТУРА

Кондорская В. Р. Морфология пестичного цветка, развитие женского гаметофита, семени и плода облепихи. — Вестн. МГУ. Сер. 6, 1967а, № 4, с. 45—53. — *Кондорская В. Р.* Морфология тычиночного цветка и развитие мужского гаметофита облепихи. — Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1967б, № 4 (40), с. 69—75. — *Кондорская В. Р.* Анатомо-морфологическое исследование облепихи (*Hippophaë rhamnoides* L.): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 1973. 24 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 612 с. — *Rau M. A.*, *Sharma V. K.* *Elaeagnaceae*. — Bul. Ind. Nat. Sci. Acad., 1970, N 41, p. 185—187. — *Servettaz C.* Monographie des Eléagnacées. Paris, 1911. 229 p. — *Sharma V. K.* Embryology of *Elaeagnus conferta* Roxb. — Cur. Sci., 1966, vol. 35, N 7, p. 185—186. — *Yamazaki T.* Embryogene of *Elaeagnus umbellata Thunb.* — J. Jap. Bot., 1975, vol. 50, N 9, p. 281—284.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 XI 1986.

Г. Л. Антропова

ОНТОГЕНЕЗ И ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА ДВУХ ЛАПЧАТОК — *POTENTILLA STIPULARIS, POTENTILLA INQUINANS* (*ROSACEAE*) — С ВЕРХОВЬЕВ КОЛЫМЫ

G. L. ANTROPOVA. ONTOGENY AND LIFE FORM OF *POTENTILLA STIPULARIS* AND *POTENTILLA INQUINANS* (*ROSACEAE*) FROM THE KOLYMA UPPER REACHES

Конечное звено трансформации форм роста лапчаток на Крайнем Северо-Востоке — дерновинные и корневищные травянистые многолетники, к которым относятся изученные *Potentilla stipularis* и *P. inquinans*. В работе приводятся структура побеговых систем биоморф, их формирование в онтогенезе. Анализ онтогенеза показал, что жизненная форма *P. stipularis* — розеточный стержнекистекорневой травянистый многолетник. *P. inquinans* образует две экобиоморфы. Жизненная форма экобиоморфы 1 — дерновинный придаточностержнекорневой травянистый многолетник, экобиоморфы 2 — безрозеточный короткокорневищный травянистый многолетник.

Лапчатки Северо-Востока СССР представлены разными жизненными формами: кустарниками, кустарничками, подушковидными растениями, травянистыми многолетниками. Кустарники *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. и подушковидные формы *Potentilla elegans* Cham. et Schleht., *P. nivea* L., *P. uniflora* Ledeb., *P. rupifraga* Khokhr. были исследованы ранее (Антропова, 1981а, б, 1983а). Подушковидные лапчатки образуют морфологический ряд трансформации жизненных форм: от облигатных подушек к факультативным и далее к дерновинным и корневищным травянистым многолетникам (Антропова, 1983б). Иллюстрацией жизненных форм конечного звена этого ряда трансформации могут служить изученные лапчатка прилистниковая *P. stipularis* L. и лапчатка пачкающая *P. inquinans* Turz.

Лапчатка прилистниковая — обычный для территории Магаданской обл. вид, лапчатка пачкающая распространена не так широко, обычна она лишь для Колымского флористического района (Хохряков, 1982, 1985).

Наблюдение и сбор материала проводили в верховьях р. Кулу на границе Магаданской обл. и Хабаровского края в 1983 г. Лапчатка прилистниковая, кроме того, собрана на одном из притоков р. Кулу — р. Некича, в старом, высохшем русле.

Изучали структуру надземных и подземных органов, онтогенез и жизненную форму растений.

Potentilla stipularis. Наиболее типичные местообитания — галечники, песчаные отмели, обочины дорог, тропинок. Приводим описание онтогенеза *P. stipularis* по материалам, собранным в высохшем русле р. Некича. Проростки и молодые экземпляры здесь достаточно обычны и встречаются по краям колеи заброшенной дороги.

В онтогенезе выделены 3 фазы: 1) нарастание первичного побега (ПП) (от 1 до 8—12 лет), 2) формирование системы первичного побега (СПП) (от 8—12 до 15—20 лет), 3) отмирание побегов и их систем (от 15—20 до 25 лет).

1-я фаза. Прорастание надземное. Проросток маленький, 2—3 мм; кроме семядолей, которые засыхают с появлением первых листьев, несет 3—4 листа. Самый большой из них 2—3 мм в диаметре, длина черешка 5 мм. Корень 2—3 см, на верхушке слабо разветвлен (рис. 1, *А*). На второй год прирост ПП 1—2 мм, как и в предыдущем году, имеется 3—4 листа, диаметр наиболее крупного из них 8 мм, длина черешка 1.5—1.8 см; ПП розеточной структуры (рис. 1, *Б*). В основании ПП на приросте 1-го года развиваются придаточные корни, которые способствуют погружению побега в почву, над поверхностью остается прирост текущего года с развившейся на нем розеткой листьев. Стержневой корень разветвляется на 2—3 порядка боковых корешков. На 3—4-й годы приросты ПП остаются прежними, лишь незначительно увеличивается диаметр его основания. Придаточные корни обычны на приростах старше одного года. На 4-й год еще более увеличивается диаметр и усложняется форма листовой пластинки. Диаметр ее равен 1—1.2 см, число долей в пластинке возрастает

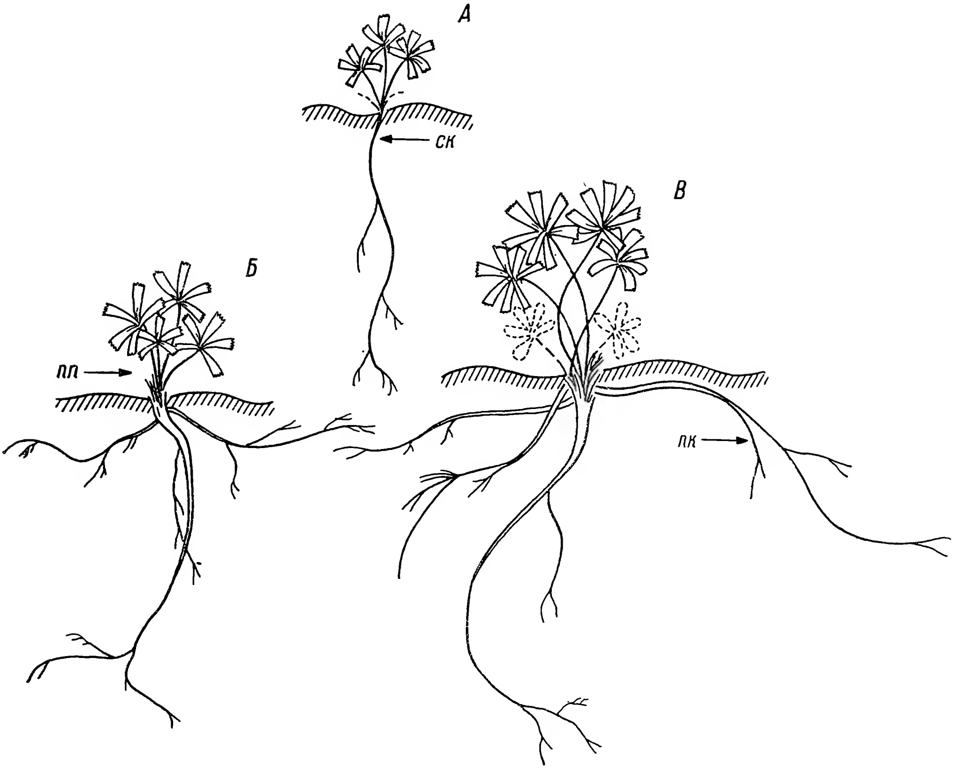


Рис. 1. *Potentilla stipularis.*

1-я фаза онтогенеза: *А* — проросток, *Б* — 2 года, *В* — 4 года. *пп* — первичный побег, *ск* — стержневой корень, *пк* — придаточный корень.

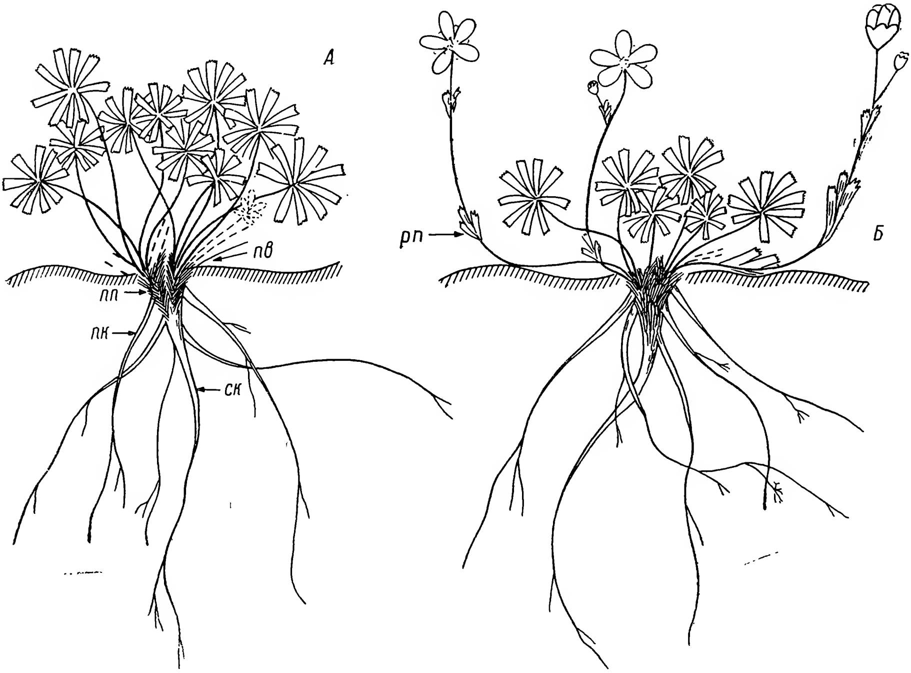


Рис. 2. *Potentilla stipularis.*

2-я фаза онтогенеза: *А* — образование побегов ветвления (*пв*), *Б* — образование репродуктивных побегов (*рп*). Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

с 5 до 7, и они веерообразно расходятся от верхушки черешка. Прошлогодние листья опадают, но не полностью — основания черешков остаются на побеге в течение 8—10 лет. Они защищают побег и пазушные почки от воздействия низких температур. Стержневой корень удлиняется до 18—20 см, утолщается в основании до 2—2.5 мм, обильно ветвится (рис. 1, *В*). К 5—6 годам годичные приросты ПП становятся длиной 2—3 мм, но так как они все же чрезвычайно малы, то общая длина ПП не превышает 1—1.2 см. Весь ПП погружен в почву, обильно снабжен быстро отрастающими придаточными корнями, часть которых со временем достигает размера стержневого корня. В отличие от стержневого корня большинство придаточных корней имеет горизонтальное расположение, лишь отдельные вертикально заглублены. Над поверхностью, а точнее, на уровне почвенного покрова находится только прирост текущего года. Листья растут розеткой, краевые (из нижних узлов) распластаны по поверхности субстрата, приподнимаются только их верхушки, те, которые расположены в середине розетки (более молодые), растут ортотропно. Еще раз увеличивается число долей в листовой пластинке. Теперь их 9, диаметр пластинки 1.5 см, длина черешка 3 см. Нарастание ПП может продолжаться до конца жизни.

2-я фаза. Побеги лапчатки прилистниковой ветвятся очень редко, как правило, формируют 1 и только иногда 2 побега ветвления (ПВ). Ветвление моноподиального типа, впервые происходит достаточно поздно (в 12—15 лет). Вначале отрастает 1 ПВ, следующий возникает через 2—3 года. Спустя 1 или 2—3 года ПВ могут отмереть, но чаще становятся многолетними, как и ПП, увеличиваясь в год на 2—3 см. Основания их погружаются в почву с помощью активно отрастающих придаточных корней. Постепенно диаметры ПП и стержневого корня утолщаются в основании до 5—7 мм. В течение нескольких лет никаких существенных изменений в нарастании побеговых систем не происходит (рис. 2, *А*).

В возрасте 8—10 или 12 лет пазушные почки ПП или ПВ развивают репродуктивные побеги ветвления (РПВ) — цветоносы. Основание их лежит на субстрате, остальная часть, дуговидно изгибаясь, приобретает ортотропность. РПВ первых лет — неразветвленные или слабоветвистые с 1—2 цветками. Длина их резко отличается от длины вегетативных побегов ветвления (ВПВ). У молодых экземпляров цветоносы за сезон отрастают на 11—13 см, у более взрослых — 20—30 см, а максимальная длина, отмеченная нами, — 37—40 см. С возрастом увеличивается не только длина РПВ, но и усиливается их ветвление до 4—5 порядков дочерних побегов (ветвей соцветия). Один цветонос несет 12—14 цветков. Цветки желтые, диаметр наиболее крупных 1.5 см. Репродуктивный побег с 4—5 листьями, их пазушные почки развертываются в цветоносные побеги. Форма листовой пластинки иная, чем на вегетативном побеге, сложный лист состоит из меньшего числа долей, сидячий. Листья имеют очередное расположение, тогда как на вегетативном побеге они собраны в прикорневую розетку (рис. 2, *Б*).

К 13-летнему возрасту размеры листьев и черешков достигают максимальной величины: листья — 4 см в диаметре, длина черешков — 9 см. Так как ветвление побегов очень редкое, то лишь в отдельных розетках развиваются 2—3 ВПВ, но чаще биоморфа представлена только ПП. Кроме описанных побегов, *P. stipularis* может развивать побеги дополнения (ПД), которые чаще образуются к концу жизненного цикла. Обычно ПД формируются из почек побега предыдущего года, которые находились в состоянии покоя один год, но иногда они появляются на более старых частях растения. В этом случае ПД дают удлиненный прирост — 1—2 см, пробиваются на поверхность и формируют розетку с 3—5 листьями. Черешки и листья на ПД мелкие, соответственно 2 и 1 см. На следующий год ПД дают один ослабленный репродуктивный прирост, обычно неразветвленный, оканчивающийся единственным цветком. После плодоношения ПД отмирают.

3-фаза. Приблизительно к 18—20 годам происходит постепенное снижение интенсивности жизнедеятельности растения, что отражается на его внешнем виде. У стареющих экземпляров уменьшаются размеры листьев, черешков, побегов. Падает репродуктивная активность. Более частым становится появление ПД, иногда одновременно их развивается 4—5, но они слабые, тонкие, с 1—2 листьями, отмирают в год своего появления. Затем перестают появляться репродуктивные побеги, сокращается число листьев в розетке, разрежается корневая система. Вскоре растение отмирает полностью. Большой жизненный цикл *P. stipularis* не превышает 20—25 лет.

По отношению к процессам нарастания—отмирания в онтогенезе выделяются 3 периода разного состояния растений: 1) рост, происходит постепенное увеличение биомассы; 2) стабилизация, соотношение процессов нарастания—отмирания уравновешивается; 3) деградация, процессы отмирания интенсифицируются, что со временем приводит к гибели организма (Мазуренко, 1980, 1986). У *P. stipularis* фазы онтогенеза почти полностью совпадают с перечисленными периодами: интенсивный рост побегов продолжается до 12—13 лет (1-я фаза); достигнув пика биомассы, какое-то время (приблизительно до 18 лет) организм пребывает в равновесном состоянии (2-я фаза), затем деструкция побегов усиливается, происходит разрежение надземных и подземных систем, что в конечном итоге приводит к их полному разрушению.

Итак, в течение всего онтогенеза у *P. stipularis* идет нарастание розеточного ПП, постепенно погружающегося в грунт. Отмечено очень редкое моноподиальное ветвление побегов. В подземной сфере благодаря развитию достаточно мощного стержневого корня, функционирующего до конца жизни, а также активному отрастанию многочисленных придаточных корней, из которых отдельные достигают размера стержневого корня, формируется стержнекистекорневая система подземных органов. На основании этих данных жизненную форму *P. stipularis* можно определить как розеточный стержнекистекорневой травянистый многолетник.

P. inquinans. Предпочтительными местообитаниями этого вида являются сухие разреженные лиственничники на крупнощебнистых субстратах, опушки степных склонов (Хохряков, 1982). Наблюдения и сборы мы проводили на высоте 900—1400 м над ур. м. на крупно- и мелкощебнистых склонах разной крутизны. Выделили две экобиоморфы этого вида в данном местообитании. Экобиоморфа 1 формируется на постоянном (закрепленном) субстрате, экобиоморфа 2 — в местах с подвижным уровнем субстрата.

Экобиоморфа 1. Популяция занимает площадь около 100 м^2 на склоне южной экспозиции на высоте 1000—1100 м над ур. м. В онтогенезе данной экобиоморфы выделены 4 фазы: 1) нарастание ПП (1—3-й годы), 2) начало ветвления ПП (3—8-й годы), 3) развитие СПП и СПВ (8—30-й годы), 4) постепенное отмирание систем побегов (30—40 лет).

1-я фаза. В непосредственной близости к большим камням, крупным скальным обломкам, под которыми формируется мелкощебнистый субстрат, во множестве встречаются проростки и ювенильные растения *P. inquinans*. Семена прорастают после периода покоя в первых числах июня (до 10-го). Южные склоны к этому времени освобождаются от снега и хорошо прогреваются. Проростки мелкие, длиной 3—6 мм. ПП вначале светлоокрашенный, через несколько дней приобретает красноватый оттенок. На ПП две овальные семядоли, размером около 1 мм и один очень мелкий лист (0.5—1 мм) с тремя зубцами по верхнему краю пластинки. Корень 2—5 мм дл., с мелкими боковыми корешочками, особенно обильными на верхушке. К концу сезона на ПП вырастают еще 4 настоящих листа (рис. 3, *А*, *Б*).

На 2-й год ПП увеличивается на 3.5 мм, развивает 5—7 листьев с длиной черешка 6—8 мм и центральной долей листа 2.5 мм. Корень удлиняется до 7—8 см, разветвляется до трех порядков. Годичный прирост следующего года такой же, как и предыдущего. Засохшие листья обламываются, на побеге остаются основания черешков. Появляются придаточные корни. Листья и побеги покрыты железистыми волосками. ПП сохраняет ортотропность, корень еще более удлиняется (рис. 3, *В*).

2-я фаза. На 3—4-й год растение ветвится, иногда это происходит в более поздние сроки — 6—8 лет. Основания ПП и стержневого корня утолщаются до 3 мм. Длина листьев — 5 см, черешков — 9 см. Листовая пластинка состоит из 5 долей, две нижние расположены супротивно и отстоят на некотором расстоянии от трех других долей, более крупных, расположенных выше и близко друг к другу (рис. 3, *Г*). Ветвление двух типов. Если терминальная почка ПП

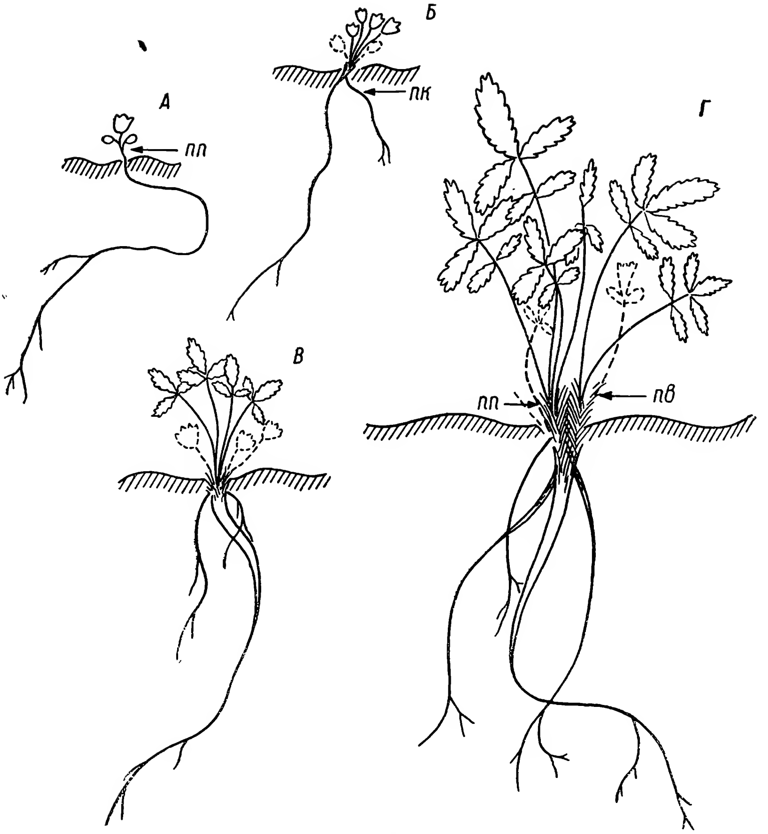


Рис. 3. *Potentilla inquinans.*

Экобиоморфа 1. 1-я фаза онтогенеза: *А*, *Б* — проросток в начале и конце вегетационного сезона, *В* — 2—3-й годы. 2-я фаза онтогенеза: *Г* — 5—6-й год. Обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

не дает нового прироста в текущем году, то пазушная почка, наиболее близкая к верхушке ПП, раскрывается, давая начало ПВ первого порядка, размером 2—3 мм. В другом варианте ПВ образуется одновременно с продолжающим нарастать ПП (иногда появляются сразу 2 ПВ). В это же время на побегах прошлых лет могут возникать ПД. Они выходят снизу из-под кустика, изгибаясь приобретают ортотропный рост. ПД обычно удлиненные — 1—1.5 см, чрезвычайно тонкие с мелкими листьями на длинных (3—4 см) черешках.

3-я фаза. Моноподиальное ветвление ПВ со временем полностью заменяется симподиальным, лишь иногда при длительном нарастании дочерние ПВ могут появиться моноподиально. Многие из отмерших побегов остаются в дернине, располагаясь по ее краям, окаймляя и защищая молодые нарастающие побеги, находящиеся в середине. Система подземных органов представлена стержневым корнем, сохраняющимся до конца онтогенеза, и двумя типами придаточных корней: одни — мощные (скелетные), равные или превосходящие стержневой корень, другие — более мелкие, быстро отмирающие, ежегодно появляющиеся в большом числе в разных частях дернины (эфемерные). *P. inquinans* не образует дернин плотной структуры, обычно они достаточно рыхлые из-за симподиального ветвления побегов. Примерно к 10—12-летнему возрасту отдельные органы растения достигают максимальных размеров: длина годичного прироста — 1—1.2, черешков — 15—18, самой крупной доли листа — 2—2.5 см. К этому же возрасту относится первое появление репродуктивных побегов ветвления. Зацветают растения в середине июня — 14—16-го, разгар цветения приходится на 20—25-е и продолжается до 10—15 июля. На молодых растениях РПВ (цветоносы) относительно небольших размеров — 5—7 см в длину, на более старых (18—20 лет) они достигают 30 и даже 40 см. Цветоносы слабо олиствены, имеют 3, иногда 4 листа, все более редуцирующиеся по на-

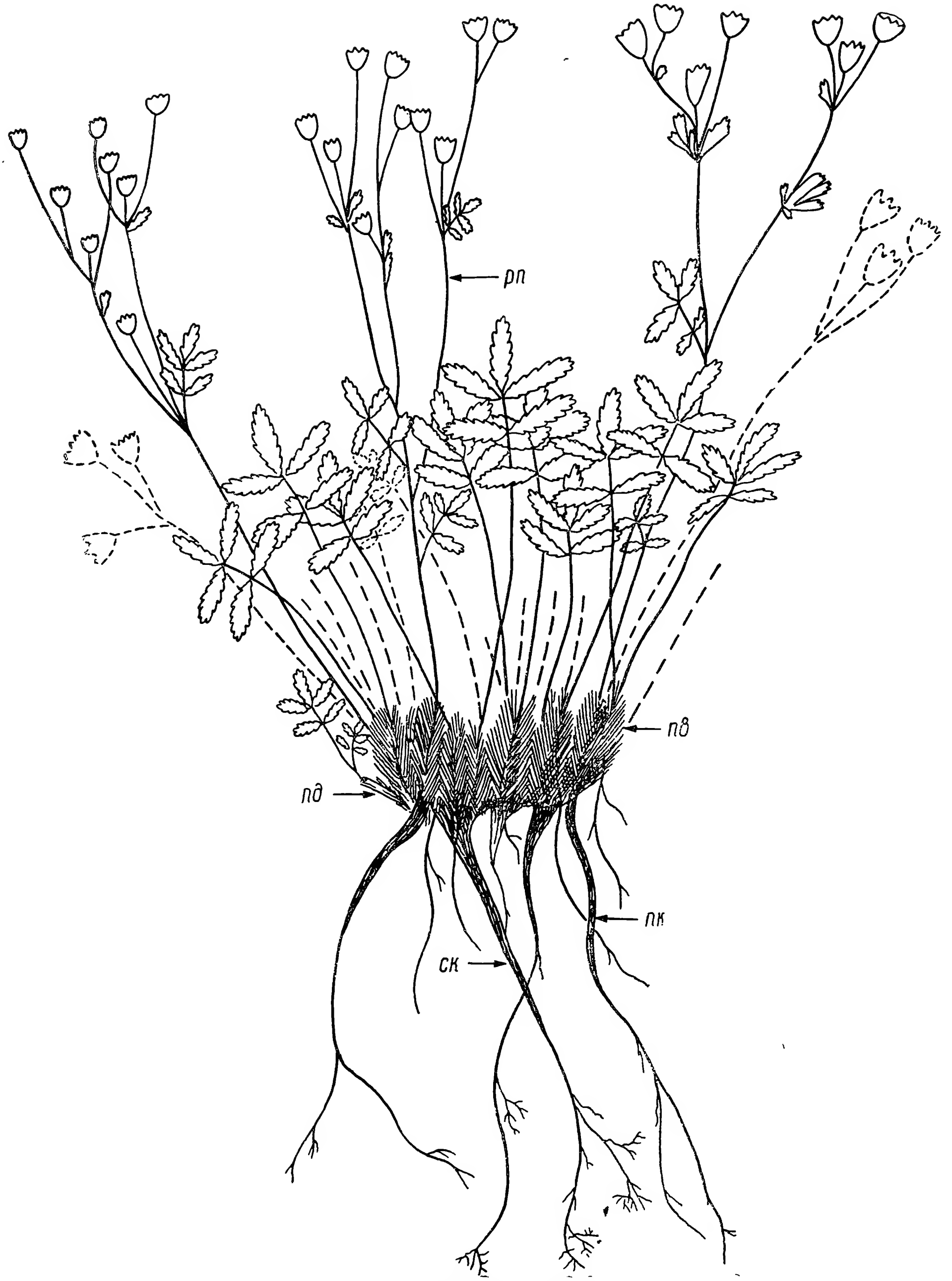


Рис. 4. *Potentilla inquinans.*

Экобиоморфа 1, 3-я фаза онтогенеза — 20—25-й годы. *пд* — побег дополнения. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

правлению к верхушке побегов. Репродуктивные побеги разветвленные, т. е. образуют систему, несущую от 3 до 8 цветков. Цветки белые, крупные, диаметр венчика 2.5—3 см. В этой фазе, отвечающей пику жизненного цикла, растение находится в течение ряда лет (20—25) (рис. 4).

4-я фаза. Приблизительно после 30 лет дернина начинает деградировать. Это выражается прежде всего в том, что уменьшаются годичные приросты побегов до 3 мм. Все менее обильным становится цветение, лишь отдельные более сильные ПВ продолжают формировать репродуктивные органы. Постепенно усиливается отмирание побегов и их систем. Вначале отмирают ослабленные СПВ и СПД, затем и многолетние. Со временем все появляющиеся побеги становятся эфемерными. Дернина, а так же ее корневая система разрежаются. Примерный предельный возраст дернин *P. inquinans* 35—40 лет.

Таким образом, в онтогенезе *P. inquinans* идет формирование рыхлой дернины вследствие симподиального ветвления побегов, в подземной сфере наряду со стержневым корнем развиваются придаточные. Жизненная форма экобиоморфы — дерновинный придаточно-стержнекорневой травянистый многолетник.

Экобиоморфа 2. В этих же местообитаниях, но на крутых мелкощебнистых осыпных склонах образуется экобиоморфа 2 *P. inquinans*. Ее формирование обусловлено подвижным уровнем субстрата, перераспределение которого связано с весенним снеготаянием, ливневыми и затяжными дождями, воздействием сильных ветров.

Онтогенез экобиоморфы 2 состоит из 4 фаз, но изменения в структуре побегов, длительность фаз не совпадают полностью с описанной выше экобиоморфой. 1-я фаза — нарастание ПП (1—10-й годы), 2-я — ветвление ПП (от 5—10 до 15—20 лет), 3-я — обособление скелетных осей (СО), или фаза клона (от 15—20 до 30 лет), 4-я — постепенное отмирание систем побегов (от 30 до 40 лет).

1-я фаза. Проросток длиной 1 см, полегает основанием к концу первого вегетационного периода. Полегшая часть присыпается щебенкой и на следующий год образует придаточные корни. В течение 5—10 (иногда более) лет ПП нарастает, не переходя к ветвлению, его годичные приросты постепенно увеличиваются до 2 см. Они полностью полегшие, лишь верхушка с листьями приподнимается над субстратом.

2-я фаза. Ветвление начинается в промежутке от 5 до 10—12 лет. Оно может быть и моно-, и симподиальным или смешанного моно-симподиального типа. Ветвление происходит редко, формируются 1, очень редко 2 ПВ. Придаточные корни активно образуются у молодых частей побегов, стержневой корень отмирает в 15—20 лет.

3-я фаза. С отмиранием стержневого корня начинается все прогрессирующее отмирание ПП от основания, которое вскоре приводит к обособлению отдельных парциалей — СО (многолетних СПВ). Парциали продолжают некоторое время существовать самостоятельно, нарастая верхушкой и отмирая с базального конца. Отделившиеся СО, как правило, маловетвистые, несут всего 1—2 порядка дочерних побегов ветвления.

4-я фаза. Приблизительный возраст экобиоморфы от 2 до 30—40 лет. Через 10—15 лет после отделения от материнского растения начинается угасание парциалей, оканчивающееся полным отмиранием. Отмирание побегов и их систем идет в той же последовательности, что и у экобиоморфы 1.

Из изложенных данных видно, что экобиоморфа 2 *P. inquinans* отличается от экобиоморфы 1 тем, что у нее годичные приросты имеют большую длину, ПП полегает, системы побегов не образуют дернин, в подземной части формируется эпигеогенное корневище. Благодаря этим особенностям к середине онтогенеза она приобретает частичную вегетативную подвижность. Жизненную форму экобиоморфы 2 можно определить как безрозеточный короткокорневищный травянистый многолетник.

Таким образом, представленные здесь биоморфы лапчаток относятся к классу травянистых многолетников. Однако у них имеются существенные различия. *P. stupularis* — монофит, на что указывает исследование онтогенеза ее биоморфы, тогда как *P. inquinans* является партикулирующим полифитом. В зависимости от состояния субстрата (закрепленный или подвижный) она образует две экобиоморфы — дерновинную и короткокорневищную. Последняя вследствие отмирания базальной части корневища способна распадаться на парциали, проявляя тем самым слабую вегетативную подвижность. Подземная сфера описанных биоморф — стержнекистекорневая у *P. stipularis*, придаточно-стержнекорневая у экобиоморфы 1 и короткокорневищная у экобиоморфы 2 *P. inquinans* — позволяет расположить биоморфы лапчаток в определенный морфологический ряд. Общепризнанно, что эволюционное преобразование подземных органов цветковых растений происходит в следующей последовательности: стержнекорневые—кистекорневые—рыхлокустовые (дерновинные)—короткокорневищные—длиннокорневищные—столонообразующие (Высоцкий, 1915; Серебряков, 1954; Голубев, 1957, 1965, и др.). Рассмотренные биоморфы с этой точки зрения располагаются в такой последовательности: *P. stipularis*, экобиоморфа 1 *P. inquinans*, затем экобиоморфа 2.

ЛИТЕРАТУРА

Антропова Г. Л. Онтогенез подушковидной формы лапчатки изящной. — В кн.: Биология и экология растений бассейна Колымы. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981а, с. 41—46. — *Антропова Г. Л.* Формы роста лапчатки снежной в условиях Северо-Востока СССР. — В кн.: Биология растений и флора севера Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981б, с. 79—87. — *Антропова Г. Л.* Сравнительный биоморфологический анализ лапчатки кустарниковой. — В кн.: Биоморфология растений Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983а, с. 76—83. — *Антропова Г. Л.* Формы роста подушковидных травянистых лапчаток Северо-Востока СССР. — В кн.: Биоморфология растений Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983б, с. 31—41. — *Высоцкий Г. Н.* Ергеня. Культурно-фитологический очерк. — Тр. по прикл. ботанике, 1915, т. 8, № 10—11, с. 3—331. — *Голубев В. Н.* Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм растений. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 7, с. 1055—1072. — *Голубев В. Н.* Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 286 с. — *Мазуренко М. Т.* Рододендроны Дальнего Востока, структура и морфогенез. М.: Наука, 1980. 232 с. — *Мазуренко М. Т.* Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 208 с. — *Серебряков И. Г.* Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. — В кн.: Учен. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В. П. Потемкина. М.: Высш. шк., 1954, т. 37, вып. 2, с. 3—20. — *Хохряков А. П.* Семейство Розоцветные—Бобовые. — В кн.: Флора Магаданской обл. Определитель споровых, голосеменных, однодольных и двудольных. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982, с. 3—26. — *Хохряков А. П.* Розоцветные *Rosaceae* Jussieu. — В кн.: Флора Магаданской обл. М.: Наука, 1985, с. 196—214.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 5 V 1986

УДК 581.9 (571.511)

Бот. журн., т. 72, № 7

Л. Л. Заноха

ОПЫТ АНАЛИЗА ПАРЦИАЛЬНЫХ ФЛОР СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В ПОДЗОНЕ ЮЖНЫХ ТУНДР ТАЙМЫРА

L. L. ZANOKHA. AN ATTEMPT OF PARTIAL FLORA ANALYSIS
OF VASCULAR PLANTS IN SUBZONE OF SOUTHERN TUNDRA OF TAIMYR

Дан сравнительный анализ парциальных флор (ПФ) различных элементов ландшафтного профиля. Наиболее богатыми оказались ПФ долинных биотопов, наиболее бедными — болотных комплексов. Число видов, обитающих в плакорных условиях, составляет более 1/4 видового состава конкретной флоры. В зависимости от того, какие широтно-географические элементы преобладают, ПФ объединены в группы. Состав долготных элементов достаточно схож во всех ПФ и не зависит от экологических факторов.

В течение трех лет (1975—1977) на Таймыре в окрестностях пос. Кресты в среднем течении р. Пясины при впадении в нее р. Дудыпты одним из отрядов Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР проводились комплексные ботанико-географические наблюдения. При флористическом обследовании территории, кроме традиционного изучения флоры, были составлены списки растений, встречающихся на разных участках ландшафта, что позволило получить не только более полную, но также удобную для обработки и сравнения информацию о распределении и экологии большинства видов. Известно, что разнообразие экологических и эдафических условий играет существенную роль в дифференциации флор. Этот факт подчеркивается во многих флористических работах. Особое значение ему придавал А. И. Толмачев (1932а, б; 1935, 1974). Б. А. Юрцев, продолживший в этом направлении теоретические исследования, предложил называть совокупности видов, населяющих «естественно обособленные фрагменты территории конкретной флоры» (Юрцев, 1975), или «экологически своеобразные подразделения ландшафта» (Юрцев, Семкин, 1980; Юрцев, 1982), парциальными флорами (ПФ) и разработал их иерархию. Детализированный подход при анализе конкретных флор и флор более крупных территорий безусловно необходим, но считать его принципиально новым нельзя. В ботанической литературе прошлого века мы можем найти немало тому примеров. Объем таких понятий, как флора лугов, степей, лесов или же песков, осыпей, в работах А. Н. Краснова, С. И. Коржинского, И. К. Пачоского соответствует объему ПФ болот, лугов, пойм и т. д. По содержанию они очень близки топографическим флорам А. Н. Бекетова (1896), под которыми он понимал комплексы растений, приспособившихся существовать в данных условиях среды. К топографическим флорам Бекетов относил скалистые, каменистые, а также луговые, которые подразделялись на собственно луговые, лугово-поемные, лугово-солончаковые и ряд других. Число топографических флор зависит как от ландшафтных особенностей района, так и от формационных признаков растительности. По сути дела здесь речь идет о видовом составе одного или группы сообществ (в зависимости от степени дробности выдела). В настоящее время привлечение результатов флористического анализа при изучении растительности довольно широко используется геоботаниками, в частности последователями школы Браун—Бланке. Их классификация растительных сообществ целиком строится на флористической основе.

Анализ дифференциальных списков видов конкретной флоры может быть наиболее полезен при сравнении флор территорий с различным геоморфологическим строением. Так, например, исследования В. В. Петровского и Т. М. Королевой (1979) в низовьях р. Колымы показали, что различия в господствующих формах рельефа заметно отражаются на видовом богатстве флор. Интересные результаты этот метод может дать при географическом сравнении видового состава отдельно зональных, болотных, луговых и некоторых других формаций.

Изученная территория расположена в подзоне южных тундр (Чернов, Матвеева, 1979; Матвеева, Заноха, 1986а), характерной чертой которой является развитие на плакорах кустарникового типа растительности. Флора окрестностей пос. Кресты насчитывает 241 таксон видового и подвидового рангов, относящихся к 44 семействам и 114 родам. По соотношению широтных (арктических видов — 27.4, арктоальпийских — 23.2, гипоарктических — 27.4, бореальных — 22.0 %) и долготных элементов (циркумполярных видов — 45.2, евразиатских — 20.3, сибирских, включая собственно сибирские, восточносибирские и заходящие в Европу — 33.9, западносибирско-европейских — 1.3 %) она отнесена нами (Матвеева, Заноха, 1986б) к гипоарктическим флорам сибирского типа, которые Толмачев (1932а) рассматривал в ряду арктических флор.

Сводные списки ПФ составляли раздельно и в различной повторности для следующих естественно обособленных участков ландшафта.

I. Невысокие водоразделы с пологими склонами, занятыми ерниково-осоково-моховыми пятнистыми, кустарничково-осоково-ерниково-моховыми мелкобугорковыми тундрами, а также кочкарными тундрами с доминированием *Eriophorum vaginatum*.

II. Высокие, слабовыпуклые водоразделы с кустарничково-моховыми ольшаниками и ерниково-дриадово-моховыми пятнистыми тундрами.

III. Щебнистые выходы алевролитов на водоразделах с дриадово-куртинными тундрами.

IV. Выходы песков на водоразделах с кустарничковыми сообществами.

V. Плоскобугристые болота с осоково-моховыми мочажинами и довольно редкими торфяными буграми с моховыми ерниками.

VI. Ложбинно-бугристые комплексы с узкими мочажинами, занятыми осоково-моховыми сообществами и торфяными буграми с кустарниково- и кустарничково-моховыми группировками.

VII. Долина небольшого притока р. Пясины с ивняками из *Salix lanata* и злаково-разнотравными и разнотравными лугами.

VIII. Распадки, гребни и верхние части склонов которых заняты кустарничково- или кустарниково-моховыми сообществами, нижние — травяно-моховыми. У подножия склонов, где снег сходит в последнюю очередь, можно встретить разреженные разнотравные группировки, состоящие из *Ranunculus pygmaeus*, *Saxifraga nivalis*, *S. tenuis*, *S. cernua*, *S. hyperborea* и некоторых других растений. Для днищ распадков характерны сообщества с преобладанием мхов, хотя непосредственно вдоль водотоков могут развиваться заросли *Arctophila fulva*, *Carex. stans*, *Eriophorum scheuchzeri*.

IX. Высокий коренной берег р. Пясины, прорезанный ложбинами (яры), со злаково-разнотравными лугами на склонах южной экспозиции и кустарничково-моховыми сообществами — на северных.

X. Пойма р. Пясины с чередованием песчано-галечниковых участков с разнотравными группировками и заболоченных — с зарослями *Dupontia fisheri* *Arctophila fulva*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex stans*.

При составлении флористических списков учитывались только виды, типичные для этой части ландшафта. Растения, встречающиеся в полосе контакта экотопов и нехарактерные для одного из них, в состав последнего не включались. Для плоскобугристых болот и ложбинно-бугристых комплексов составлялись отдельно списки видов, встречающихся на торфяных буграх и в заболоченных понижениях.

Для сравнения таксономического состава и процентных спектров географических элементов ПФ были рассчитаны меры сходства Жаккара и меры включения (Семкин, Комарова, 1977).

Изученные ПФ существенно различаются между собой по числу видов (см. таблицу): наиболее богаты ПФ долинных биотопов (более 50 % состава конкретной флоры — КФ), самые бедные (~15 % КФ) ПФ плоскобугристых болот и ложбинно-бугристых комплексов. В плакорных условиях встречаются 63—69 видов (более 1/4 КФ). Того же порядка богатство ПФ водоразделов с выходами алевролитов или песков (66, 57 видов соответственно). Обнаруженные различия главным образом объясняются неоднородностью экологических условий в пределах каждого элемента ландшафта. Особенно это характерно для долин рек и распадков, где можно встретить биотопы как с оптимальным экологическим режимом (южные, хорошо прогреваемые склоны), так и с пессимальным — ложа поздностаивающих снежников, что позволяет расти там большому числу видов с различным широтно-зональным распространением. Так, например, на склонах речных долин обитают рядом бореальные (*Trollius asiaticus*, *Cardamine macrophylla*, *Parnassia palustris*, *Veronica longifolia*) и арктические (*Salix polaris*, *Ranunculus nivalis*, *R. sulphureus*, *Taraxacum arcticum*) виды. При этом важно отметить, что флористически самые богатые элементы ландшафта (долины рек и распадки) по площади занимают лишь 5—6 % обследованной территории.

Число видов в парциальных флорах различных элементов ландшафта
в подзоне южных тундр

Элемент ландшафта	Число видов	
	абсолютное	% от КФ
Невысокие водоразделы с суглинистыми почвами (I)	63	26.1
Высокие, слабовыпуклые водоразделы с суглинистыми почвами (II)	69	28.6
Водоразделы с выходами алевролитов (III)	66	24.7
Водоразделы с выходами песков (IV)	57	23.6
Плоскобугристые болота (V)	36	14.9
Ложбинно-бугристые комплексы (VI)	37	15.4
Долина небольшой речки (VII)	113	46.9
Распадки (VIII)	137	56.8
Высокий коренной берег р. Пясины (яры, IX)	107	44.4
Заливаемая пойма р. Пясины (X)	142	58.9

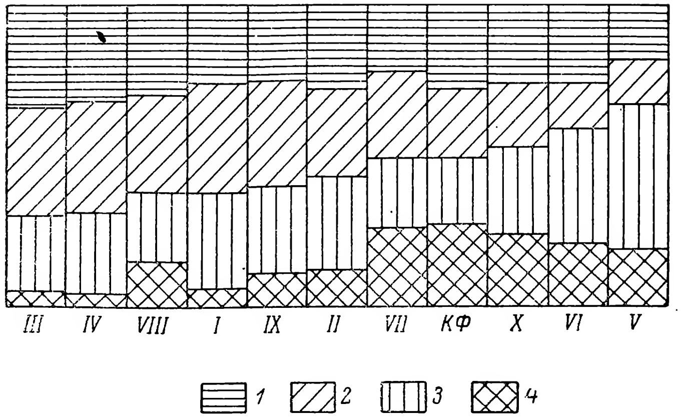


Рис. 1. Широтно-географические спектры ПФ различных элементов ландшафта.

1 — арктические виды, 2 — арктоальпийские, 3 — гипоарктические, 4 — бореальные. Расшифровка обозначений элементов ландшафта (римские цифры) на всех рисунках — в тексте статьи.

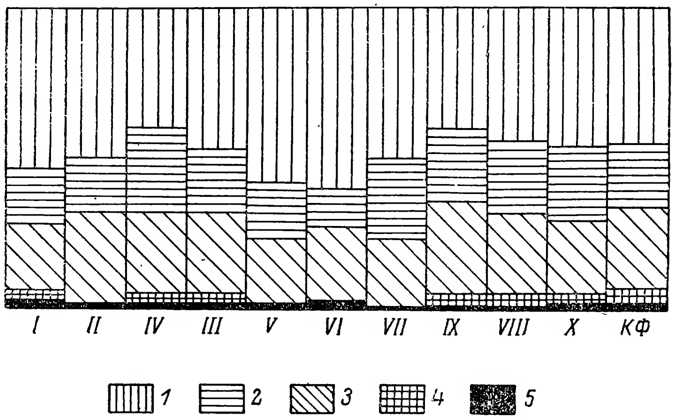


Рис. 2. Долготно-географические спектры ПФ различных элементов ландшафта.

1 — циркумполярные виды, 2 — евразиатские, 3 — сибирские, 4 — восточносибирские, 5 — западносибирско-европейские.

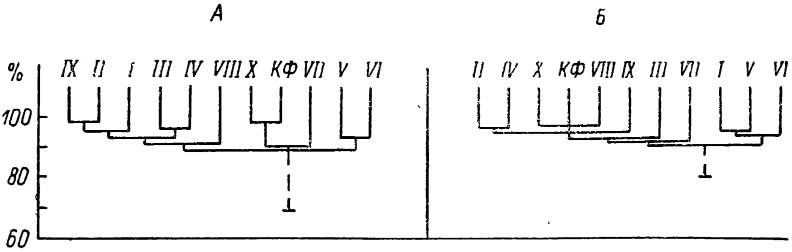


Рис. 3. Дендрограммы максимального сходства.

А — широтно-географических, Б — долготно-географических спектров ПФ различных элементов ландшафта.

Бедность ПФ плоскобугристых болот (36 видов) и ложбинно-бугристых комплексов (37 видов) является результатом крайней специфичности условий местообитаний. Постоянная переувлажненность, низкие почвенные температуры и неглубокое сезонное протаивание мерзлоты делают болотные экотопы доступными небольшой группе растений. В собственно заболоченных мочажинах встречаются 11—13 видов, среди которых около половины бореальные или полизональные, обычные в болотах таежной зоны. Видовой состав растительных группировок бугров, насчитывающий до 28 видов, представлен преимущественно арктическими и арктоальпийскими элементами.

ПФ водораздельных увалов по богатству видов занимают промежуточное положение между вышерассмотренными ПФ долин рек и болот. Растения плакорных местообитаний в отличие от растений интразональных сообществ находятся в условиях, наиболее соответствующих подзоне южных тундр.

Различие экологических условий выражается не только в видовом богатстве, но и в таксономической структуре ПФ. В ПФ зональных биотопов наиболее богатые семейства (4 и более видов) *Gramineae* (6—9), *Caryophyllaceae* (6—8), *Cyperaceae* (6), *Salicaceae* (4—6), *Scrophulariaceae* (5—6), *Juncaceae* (4—5), *Saxifragaceae* (4—5). В ПФ водоразделов с выходами алевролитов или песков состав и порядок расположения семейств тот же, но число видов в некоторых из них меньше. В ПФ долин рек и распадков возрастает число многовидовых семейств. Кроме вышеназванных, в их разряд попадают *Compositae* (9—12), *Ranunculaceae* (6—8), *Cruciferae* (5—7), *Leguminosae* (4), *Rosaceae* (3—4), многие представители которых в нашем районе являются индикаторами благоприятных условий. В ПФ плоскобугристых болот и ложбинно-бугристых комплексов многовидовых семейств всего 4; на первое место здесь выходит *Cyperaceae* (5 видов).

По составу многовидовых семейств все ПФ в той или иной степени отличаются от КФ. В этом плане наиболее сходными с последней оказались самые богатые по числу видов ПФ долин рек и оврагов, наиболее далекими — ПФ заболоченных депрессий (вследствие их общей таксономической бедности). В ПФ водораздельных увалов более высокое место занимают семейства *Saxifragaceae* и *Scrophulariaceae*. Показательным для них является также отсутствие в группе многовидовых семейств *Compositae*, *Ranunculaceae*, *Leguminosae*, *Rosaceae*.

По соотношению широтно-географических элементов ПФ объединяются на уровне сходства 90 % и выше в 3 достаточно обособленные группы (рис. 1, 3*А*). В первой группе, куда попадают ПФ водораздельных увалов с различными эдафическими условиями, яров и распадков (K_{cx}=90.7—97.8 %), преобладают виды арктической фракции. Это особенно характерно для ПФ водоразделов с выходами алевролитов или песков, где число арктических и арктоальпийских видов даже выше чем в ПФ плакоров, что, вероятно, обусловлено меньшей сомкнутостью растительного покрова, слабым развитием моховой дернины. По своим условиям эти экотопы приближаются к арктическим тундрам (Чернов, Матвеева, 1979). Во второй группе, представленной ПФ плоскобугристых болот, ложбинно-бугристых комплексов (K_{cx}=92.8 %), больший вес приобретают гипоарктические и бореальные виды. Более высокое содержание видов гипоарктической и бореальной фракций можно объяснить относительно слабым изменением экологического режима болотных экотопов в северном направлении, а также природой арктических и арктоальпийских видов, многие из которых своим происхождением тесно связаны с высокогорными областями северного полушария и поэтому мало приспособлены к существованию в столь специфической обстановке (Толмачев, 1960).

В ПФ долины речки и заливаемой поймы р. Пясины число видов арктической фракции и гипоарктических вместе с бореальными приблизительно равное, что характерно и для КФ. Особый интерес с флористической точки зрения представляет долина р. Пясины. Эта река, берущая начало далеко на юге и пересекающая на своем пути несколько подзон, служит своего рода каналом для проникновения более южных видов глубоко в тундровую зону. Из 167 видов, отмеченных для долины р. Пясины, 36 встречены только здесь, из них около 2/3 — виды гипоарктические и бореальные. Добавка даже незначительного числа бореальных и гипоарктических растений заметно сказывается на соотношении широтно-географических групп во всей флоре. Без учета этих видов широтный спектр КФ мог бы иметь арктический характер, что, как нам кажется, вернее отражало бы климатическую обстановку подзоны южных тундр.

Сравнительный анализ долготных элементов показал, что во всех ПФ, как и в КФ, больше всего (около половины) видов с циркумполярным или почти циркумполярным ареалом (рис. 2). Среди них значительно преобладают виды

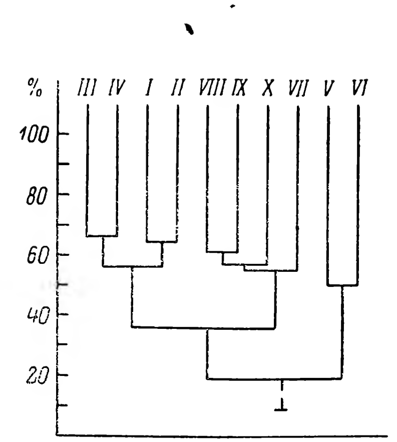


Рис. 4. Дендрограмма максимального сходства видового состава ПФ различных элементов ландшафта.

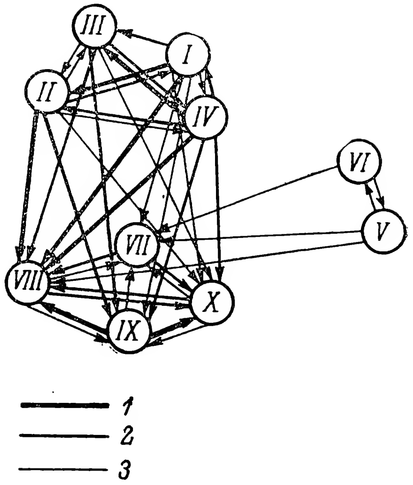


Рис. 5. Граф включений ПФ различных элементов ландшафта.

1 ≥ 80, 2 — 70—80, 3 — 60—70 %.

арктической фракции. Только в ПФ болотных комплексов в этой группе возрастает относительная роль гипоарктических и бореальных элементов в основном за счет обеднения арктическими и арктоальпийскими. Сибирские виды во всех ПФ составляют приблизительно 1/4 видов. Ядро этой группы также образуют арктические и арктоальпийские виды, на которые приходится около половины ее состава; в некоторых случаях (в ПФ водораздельных увалов и яров) они заметно преобладают. Доля евразиатских видов меняется от 16.7 % в ПФ болот до 21.2—24.8 % в ПФ долинных биотопов. В основном это виды арктической фракции и лишь в ПФ заливаемой поймы р. Пясины и долины небольшой речки становится больше гипоарктических и бореальных. Немногочисленная группа восточносибирских видов (13), наиболее полно представленная в ПФ распадков (4.4 %) и долины р. Пясины (4.9 %), отсутствует в ПФ болот и долины речки.

Результаты сравнения долготных спектров ПФ (в процентах) представлены на рис. 3, *Б*. По соотношению долготных групп очень похожими оказались даже ПФ экологически контрастных биотопов — плоскобугристых болот, ложбинно-бугристых комплексов и водоразделов с выходами алевролитов или песков ($K_{сх}$=79.7, 80.2, 85.4, 87.0 %). Спектры ПФ распадков и поймы р. Пясины почти полностью совпадают со спектром КФ ($K_{сх}$=97 %). Таким образом, структура долготных спектров ПФ в отличие от спектров широтных групп мало зависит от экологических факторов.

По степени сходства видового состава все ПФ объединяются в почти те же, что и по сходству широтных спектров, 3 группы (рис. 4). Все группы хорошо обособлены друг от друга и имеют довольно слабые связи. Связующим звеном выступают ПФ водораздельных увалов. Уровень сходства ПФ, составляющих одну группу, также невысокий: наибольший в ПФ зональных биотопов ($K_{сх}$=63.7 %) и увалов с выходами алевролитов или песков ($K_{сх}$=66.2 %), наименьший в ПФ болотных комплексов ($K_{сх}$=50 %). Коэффициенты сходства ПФ долинных биотопов варьируют от 52.3 до 60.5 %. В автономности ПФ отражается достаточно строгая приуроченность видов к определенным типам местообитаний, разнообразие которых в подзоне южных тундр достаточно велико. Неоднородность широтно-географического состава, особенно типичная для флор территорий, расположенных вблизи границ двух зон, определяет особый характер распределения видов в ландшафте. Так, большинство гипоарктических видов в подзоне южных тундр имеет широкую экологическую амплитуду. Уровень сходства различных ПФ по их составу превышает 60 %. Около половины гипоарктических видов КФ являются общими для всех ПФ. Арктоальпийские виды тяготеют к водораздельным увалам, долинам рек и распадков, где они обнаруживают максимальное разнообразие и сходство видового состава ($K_{сх}$=

$=70-76$ %). В ПФ болотных комплексов число арктоальпийских видов резко сокращается.

При более низком уровне видового сходства ($K_{cx}=50-62.2$ %) в целом аналогичное распределение характерно для группы арктических видов, что говорит о более тесной их связи со средой обитания. На юге тундровой зоны имеют южную границу зонального распространения такие арктические растения, как *Salix polaris*, *S. arctica*, *Draba glacialis*, *Saxifraga hyperborea*, *Taraxacum arcticum* и некоторые другие. Этим объясняются спорадичность их встречаемости, малообильность, а также особенности экологии в данном районе. И наконец, распространение бореальных видов ограничено главным образом интразональными сообществами. Сходство состава бореальных видов как в пределах выделившихся групп ПФ ($K_{cx} \leqslant 55$ %), так и между группами ($K_{cx}=20$ %) незначительно. В ряде случаев общие виды отсутствуют. Их нет, например, для ПФ болот и водоразделов с песчаными или щебнистыми выходами. В отличие от видов других широтно-географических групп бореальные в основной своей массе представлены стенотопными растениями. Их стенотопность вызвана различными причинами. Самая существенная состоит в том, что по территории южных тундр проходит северная граница ареала многих из них. Кроме того, представители бореальной флоры экологически более специализированы, поэтому и проникновение их в тундровую зону идет преимущественно по свойственным им экотопам. Если рассмотренные широтные группы расположить в порядке сужения экологической амплитуды, то для подзоны южных тундр этот ряд будет выглядеть следующим образом: гипоарктические → арктоальпийские → арктические → бореальные, где первые 3 группы составляют виды широко распространенные и ценотически активные.

Анализ показателей меры двухстороннего включения ПФ друг в друга выявил, что и в этом случае они объединяются в те же 3 крупные группы, которые получились при анализе сходства их видового состава (рис. 5). Кроме того, ПФ долин рек и распадков (как самые богатые во флористическом отношении) в среднем на 2/3 включают в себя ПФ водоразделов и болотных систем. Особенно это касается распадков, ПФ которых на 80 % вбирают в себя виды остальных типов местообитаний. Среди ПФ долинных местообитаний наиболее своеобразен видовой состав долины речки: ее связи с другими ПФ довольно низкие. Невысокие показатели меры включения характеризуют также ПФ болотных массивов. Как отмечалось выше, это связано с особенностями условий местообитаний и как следствие с высокой специфичностью флористического состава.

В составе КФ имеется значительная группа стенотопных растений, к которым относят растения, распространенные в узко ограниченном градиенте условий среды. В нашем случае это виды, встреченные в одном типе экотопа.

Показательно, что в ПФ водораздельных увалов с зональными сообществами обнаружено всего 4 таких вида ($K_{сп}=5.1$ %[1]). Из них гипоарктический *Epilobium davuricum* и арктический *Deschampsia borealis* встречаются регулярно, а *Eriophorum callitrix*, *Draba alpina* найдены однажды. Все растения малообильные и обычно растут на пятнах голого грунта. Для ПФ увалов с выходами алевролитов коэффициент специфичности равен 7.5 % за счет появления редких в подзоне южных тундр видов арктической группы: *Carex misandra*, *Potentilla nivea*, *Eritrichium sericeum* subsp. *arctisibiricum*. К пятнам голого грунта приурочены еще 3 вида: гипоарктические *Carex fuscidula* и *Pinguicula villosa*, арктоальпийский *Carex glacialis*. Их можно найти на водоразделах с любыми эдафическими условиями.

Среди растений, образующих сообщества межувальных депрессий, выделены 10 стенотопных видов ($K_{сп}=20.4$ %). Исключительно в мочажинах плоскобугристых болот встречаются *Carex chordorrhiza*, *Ranunculus pallasii*, *Batrachium trichophyllum* ssp. *lutulentum*, *Callitriche palustris* ($K_{сп}=11.1$ %). Причем последние 2 вида тяготеют к зарастающим участкам тундровых озер, расположенных в центральной части болотного массива. Для ложбинно-бугристых комплексов характерны *Carex rotundata*, *C. rariflora* ($K_{\text{сп}}$=13.5 %), и 3 вида — *Salix myrtilloides*, *Caltha arctica*, *Pedicularis pennellii* — обычны в обоих типах местообитаний. Большинство из перечисленных растений встречается регулярно, некоторые доминируют в растительных группировках мочажин или торфяных бугров. По составу широтных групп среди стенотопных видов ПФ заболоченных депрессий преобладают гипоарктические (3) и бореальные (4). Из видов арктической группы лишь *Carex rariflora* бывает в заметном количестве, остальные малообильны. Высокий процент стенотопных видов (почти 1/5 ПФ) на фоне общей обедненности флористического состава болот придает ей исключительное своеобразие и дифференцирует от ПФ других элементов ландшафта.

---

[1] Коэффициент специфичности рассчитывался как отношение числа стенотопных видов в ПФ (d) к общему числу видов ПФ (a): $K_{сп}=\frac{d}{a}100\%$.

Из 10 стенотопных видов,[2] отмеченных для долины небольшой речки ($K_{\text{сп}}$=8.8 %), только *Ranunculus monophyllus*, *Viola epipsiloides*, *Potentilla gelida* встречаются в заметном обилии, остальные редки и малочисленны (*Saussurea parviflora*, *Delphinium elatum* subsp. *elatum*, *Geranium albiflorum* и др.). Преобладают среди них виды гипоарктические (4) и бореальные (3). Наоборот, из 12 стенотопных растений, встреченных в нивальных сообществах на склонах распадков ($K_{\text{сп}}$=9.0 %), 11 принадлежат к арктической группе: *Phippsia algida*, *Ph. concinna*, *Ranunculus sulphureus*, *R. nivalis*, *R. affinis*, *Taraxacum arcticum* и др. В число стенотопных растений ПФ яров ($K_{\text{сп}}$=7.5 %), где равноценно представлены все широтные группы, попали *Stellaria peduncularis*, *Draba parvisiliquosa* и некоторые другие. Почти все они встречены единично.

Максимальное количество (18) стенотопных видов отмечено для поймы р. Пясины ($K_{\text{сп}}$=12.7 %). В основном это виды с гипоарктическим и бореальным ареалами. Некоторые из них содоминируют в группировках на отмелях рек — *Stellaria crassifolia*, *Deschampsia obensis*, *Astragalus norvegicus* (=*A. oroboides*). Виды арктические редки и малообильны.

Анализ распределения в ландшафте стенотопных видов, их широтного состава и роли в растительном покрове показал, что «стенотопность» большинства из них (а всего их 82, или 34.0 %) в подзоне южных тундр (за исключением некоторых полизональных) является следствием нахождения этих видов на северной (бореальных) или южной (арктических) границах своего распространения.

В заключение автор приносит большую благодарность Н. В. Матвеевой за помощь при написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Бекетов А. Н. География растений. СПб, 1896. 358 с. — *Матвеева Н. В., Заноха Л. Л.* Растительность южных тундр на Западном Таймыре. — В кн.: Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986а, с. 5—67. — *Матвеева Н. В., Заноха Л. Л.* Флора сосудистых растений окрестностей пос. Кресты (западный Таймыр). — В кн.: Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986б, с. 101—117. — *Петровский В. В., Королева Т. М.* К флоре дельты реки Колымы. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 1, с. 19—31. — *Семкин Б. И., Комарова Т. А.* Анализ фитоценотических описаний с использованием мер включения (на примере растительных сообществ долины р. Амгуэмы на Чукотке). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 1, с. 54—63. — *Толмачев А. И.* Флора центральной части Восточного Таймыра. — Тр. Полярной комис. Л., 1932а, вып. 8, с. 1—126; 1932б, вып. 13, с. 5—75; 1935, вып. 25, с. 5—80. — *Толмачев А. И.* О происхождении арктической флоры. Когда, где и как возникла арктическая флора? — В кн.: Вопросы ботаники, Л., 1960, вып. 3, с. 72—74. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Чернов Ю. И., Матвеева Н. В.* Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. — В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979, с. 166—200. — *Юрцев Б. А.* Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 1, с. 69—83. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, вып. 4, с. 3—22. — *Юрцев Б. А., Сёмкин Б. И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1706—1718.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 II 1985.

---

[2] Полный список стенотопных видов приводится в статье Н. В. Матвеевой, Л. Л. Заноха (1986, б).

УДК 582.765.2 (575.4) Бот. журн., т. 72, № 7

Н. В. Ловелиус, Л. Е. Родин

АНОМАЛИИ ПРИРОСТА *PISTACIA VERA* (*ANACARDIACEAE*) В БАДХЫЗЕ ЗА ПОСЛЕДНЕЕ ДЕСЯТИЛЕТИЕ

N. V. LOVELIUS, L. E. RODIN. ABNORMALITIES IN *PISTACIA VERA* (*ANACARDIACEAE*) INCREMENT IN BADKHYZ RESERVE DURING THE LAST TEN YEARS

На основе величин прироста годичных слоев фисташки настоящей показана внутривековая изменчивость радиального прироста за столетие и сделана попытка более детально рассмотреть тепло- и влагообеспеченность в годы с аномально большим (1979) и аномально малым (1983) приростом. Показано, что наиболее полное представление об условиях влагообеспеченности для очередного периода вегетации можно получить только при анализе данных за весь влажный период начиная с ноября—декабря предшествующего года и за пять месяцев (январь—май) периода вегетации; рассмотрена возможность использования данных о количестве осадков за ноябрь—декабрь предшествующего вегетации года в качестве прогностического признака, позволяющего предсказать аномальность прироста фисташки в предстоящий сезон. Рассмотрена солнечная обусловленность внутривековых ритмов в приросте фисташки, подтвержденная анализом прироста годичных слоев относительно максимумов и минимумов активности Солнца. Приводятся данные измерений по 20 модельным деревьям (в мм) за период 1871—1983 гг.

Изучению фисташников Бадхыза посвящено большое число работ, частично они анализировались нами ранее (Ловелиус и др., 1977; Ловелиус, 1979, и др.). Некоторые итоги стационарных исследований коллектива сотрудников лаборатории аридной зоны Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в содружестве со специалистами Бадхызского государственного заповедника и других учреждений страны представлены в серии статей под редакцией Л. Е. Родина (1984а, б), в работах С. Н. Шереметьева (1982), Е. Н. Поповой (1983), Б. К. Ганнибала (1986). Однако в них радиальный прирост фисташки не рассматривался.

На собранных спилах фисташки после пожара мы получили сводную серию годичных слоев по 20 модельным деревьям за период с 1871 по 1983 гг. (см. таблицу).

Методические основы изучения прироста годичных слоев древесных растений рассматривались нами ранее (Ловелиус, 1970, 1972а, б, 1979, и др.), здесь лишь укажем, что измерения ширины годичных колец проведены под МБС-1 в единицах шкалы окуляра-микрометра (с точностью 0.01 мм) с последующим переводом в миллиметры.

Для представления диапазона изменений величин радиального прироста *Pistacia vera* (в мм) построен график суммарной вероятности их повторяемости (рис. 1, *а*). Кроме того, для определения отклонений прироста от многолетней нормы рассчитаны индексы, а также построен график суммарной вероятности

Сводная серия величин прироста годичных слоев (в мм) *Pistacia vera* на возвышенности Бадхыз по 20 модельным деревьям

Годы	Десятилетия											
	1870	1880	1890	1900	1910	1920	1930	1940	1950	1960	1970	1980
0	—	0.60	0.35	0.20	0.23	0.49	1.07	1.18	1.18	1.44	1.03	1.93
1	1.50	0.40	0.55	0.25	0.58	0.40	0.79	1.05	1.13	1.58	0.77	1.95
2	2.00	0.30	0.50	0.33	0.53	0.59	0.83	0.92	1.60	1.17	1.39	2.10
3	0.90	0.20	0.48	0.30	0.54	0.71	0.77	1.22	1.32	1.00	1.01	1.26
4	0.80	0.40	0.43	0.48	0.72	0.69	0.79	1.06	2.10	1.45	1.29	—
5	0.60	0.30	0.35	0.45	0.67	0.60	1.08	1.06	1.99	1.19	1.03	—
6	0.80	0.60	0.33	0.45	0.43	0.54	1.17	0.84	1.78	0.98	1.81	—
7	0.30	0.20	0.40	0.33	0.32	0.49	0.71	1.37	1.97	0.71	1.33	—
8	0.40	0.40	0.23	0.23	0.53	0.92	0.86	1.34	1.51	1.12	1.41	—
9	0.30	0.30	0.40	0.28	0.54	1.05	1.07	1.18	1.63	1.41	1.90	—

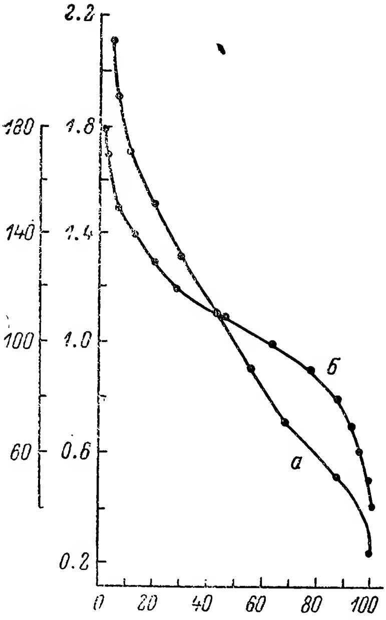


Рис. 1. Суммарная вероятность повторяемости величин прироста годичных слоев *Pistacia vera* в Бадхызе и их отклонений от 10-летней календарной нормы.

а — повторяемость величин прироста (мм), *б* — повторяемость отклонений от нормы (%). *По оси абсцисс* — суммарная вероятность повторяемости (%), *по оси ординат*: слева — отклонения *K* от 10-летней календарной нормы (%), справа — прирост годичных слоев (мм).

их повторяемости (рис. 1, *б*). По характеру распределения величин прироста можно судить о том, что изменения абсолютных значений колеблются в пределах от 0.2 до 2.1 мм. Амплитуда же отклонений от 10-летней средней (календарной) нормы составляет 140 %. Следует отметить, что расчеты индексов отклонений прироста от 10-летней средней календарной нормы, на наш взгляд, наименее трудоемкие по сравнению с расчетами отклонений прироста от скользящей многолетней нормы с различными шагами осреднения; они позволяют сохранить полное единство в обработке данных для выявления лет с аномальными приростами и «устранения» вклада так называемого биологического цикла большого роста. В тех случаях, когда календарное десятилетие оказывается неполным, например в 1980—1983 гг., за норму принимается средняя величина прироста с 1974 по 1983 гг.

Стационарные исследования БИНа в Бадхызе проводились около 10 лет, тогда как данные по приросту фисташки, позволяющие судить об изменении условий среды, получены более чем за столетие. При отсутствии продолжительных рядов метеорологических наблюдений представления о направленных изменениях прироста деревьев, как видно из многочисленных публикаций отечественных и зарубежных специалистов, являются единственными достоверными показателями изменений природной среды в целом и элементов климата в частности. Представляет интерес выяснить, какими параметрами характеризуются условия среды в районе исследований периода стационарного изучения растительности в Бадхызе.

В основу обработки данных по измерению прироста слоев положены расчеты отклонений от средней 10-летней календарной нормы с последующим интегрированием от даты начала роста деревьев. Суть этого способа определения многолетних тенденций наиболее полно отвечает традиционным представлениям об интегральном отражении растениями изменений, происходящих в природной среде. Суммарная вероятность повторяемости отклонений прироста (рис. 1, *б*) дает возможность проследить, в каком соотношении они находятся с данными абсолютных значений прироста (рис. 1, *а*). Также о временнóм распределении характеристик прироста деревьев достаточно полное представление дает дендрограмма интегрального хода отклонений прироста фисташки настоящей (рис. 2), с помощью которой выявлены ритмы внутривековой изменчивости радиального прироста.

Четкая повторяемость экстремальных значений прироста фисташки настоящей позволила предположить, что она предопределяется изменениями активности Солнца. Для проверки этого предположения использован метод наложенных эпох, в котором в качестве реперных дат использованы годы максимумов и минимумов активности Солнца (Ловелиус, 1979). На рис. 3 приведены результаты расчетов, позволившие выявить, что в эпоху максимума солнечной активности идет увеличение радиального прироста деревьев и максимальное значение его достигается на следующий год после максимума; обратная картина наблюдается в эпоху минимума: наименьших значений прирост наблюдается за два года до даты минимума активности Солнца. Выявление ясно выраженной ритмической изменчивости роста фисташки настоящей еще раз подтверждает

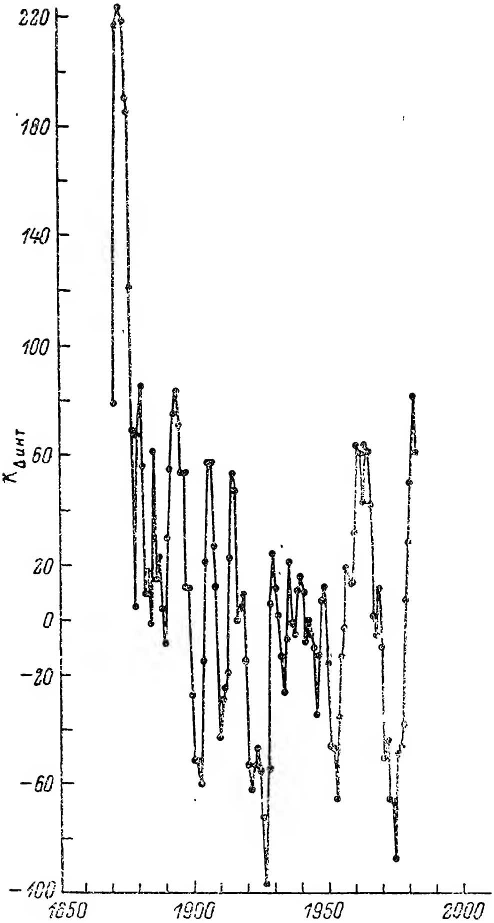


Рис. 2. Дендрограмма интегрального хода отклонений прироста годичных слоев *Pistacia vera* в Бадхызе за период с 1871 по 1983 г.

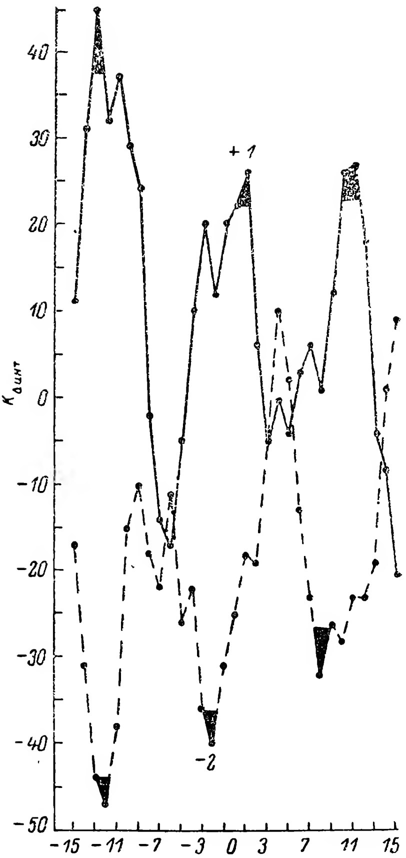


Рис. 3. Распределение отклонений прироста годичных слоев *Pistacia vera* в Бадхызе относительно реперных дат максимумов и минимумов активности Солнца.

По оси абсцисс нулевым годом обозначена дата максимума (и минимума) активности Солнца. Слева от реперного (нулевого) года со знаком «—» показаны годы от —15 до —1 до даты аномалии; справа — значения после аномального года +1 . . . +15 лет.

целесообразность введения понятия «гелиобиоритмотип» (Ловелиус, 1979). Гелиобиоритмотип четко проявляется у растений на пределах распространения и в других пессимальных условиях произрастания и показывает, насколько сложны солнечно-земные связи, которые закономерно меняются в пространстве и времени. Последнее обстоятельство особенно важно учесть при выявлении гелиобиоритмотипов, так как прямые сопоставления изменений прироста древесных растений с показателями солнечной активности без учета имеющих место «сдвигов» экстремальных значений отклонений прироста во времени заведомо приведет и уже приводило к ложным выводам. Природа этих сдвигов еще не до конца ясна, но, видимо, они могут быть обусловлены своеобразным отношением живых систем к изменению притока галактических космических лучей к Земле, если это подтвердится, то можно будет ввести понятие «галактикобиоритмотип». Для обоснования предложенных понятий еще потребуется большая работа с экспериментальными данными, но ясно одно: если закономерная смена знака связи прироста деревьев относительно реперов активности Солнца подтвердится, то будет получен надежный критерий для долгосрочного прогноза направленных изменений прироста древесных растений, а на их примере приоткроется одно из самых сложных природных явлений — энергетика изменчивости процессов в биосфере.

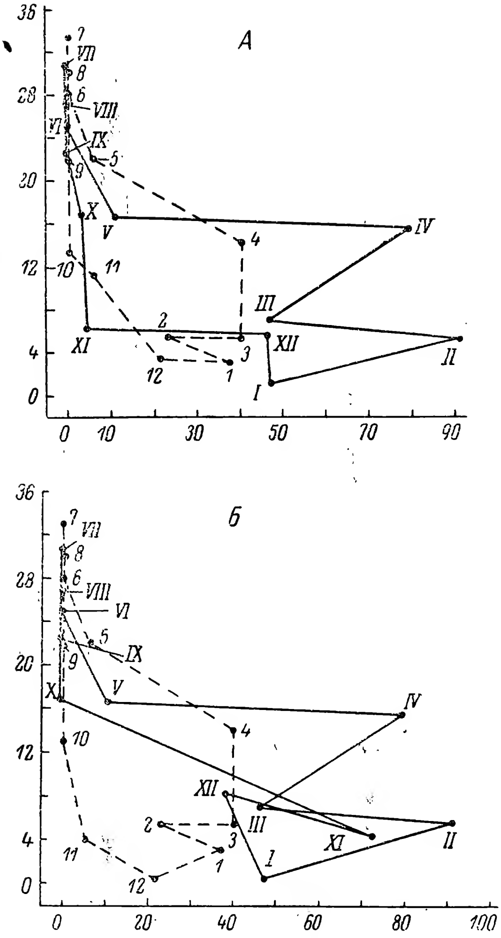


Рис. 4. Климатограммы «температура—осадки».

А — за календарный год, *Б* — за гидрологический год. Римскими и арабскими цифрами показан месяц; *сплошной линией* — 1979 г., *пунктирной* — 1983 г. *По оси абсцисс* — количество осадков (мм), *по оси ординат* — температура °С.

Анализ величин прироста деревьев в последнем десятилетии показал, что наиболее контрастными оказались 1979 г., когда прирост фисташки настоящей на 49 % был больше нормы, и 1983 г. — прирост был ниже нормы на 21 %. На их примере и были рассмотрены соотношения тепло- и влагообеспеченности. Для этого мы использовали данные по сумме осадков и средним месячным температурам воздуха, полученные недавно основанной метеорологической станцией «Кызыл-Джар», находящейся в непосредственной близости от места взятия образцов в пределах Бадхызского государственного заповедника (северные предгорья Парапамиза, Туркменская ССР). Климатограммы «температура—осадки» приведены на рис. 4, *А*. Они дают возможность оценить, насколько велики различия фоновых характеристик в годы противоположных аномалий прироста фисташки настоящей. Особого внимания заслуживает разница в количестве выпадающих осадков. Так, если в январе она составила около 10, то в феврале около 70, а в апреле более 30 мм, что является половиной от возможного количества осадков, выпадающих в эти месяцы в годы с малыми приростами. В то же время различия в температуре воздуха больше всего проявляются в январе и мае, когда в год положительной аномалии прироста фисташки настоящей средние месячные температуры на 2 и 4 °С ниже, чем в годы с малыми приростами. Значение осадков осенне-зимнего периода целесообразно рассмотреть на климатограммах, построенных с учетом метеорологических данных за весь влажный период после вегетации предыдущего года, т. е. за ноябрь и декабрь, и на климатограммах за гидрологический год (рис. 4, *Б*). Сравнение

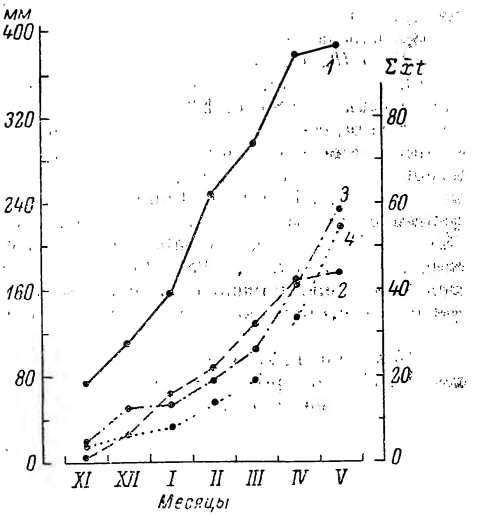


Рис. 5. Месячные суммы осадков и средние месячные температуры воздуха с нарастающим итогом за влажный период XI—XII 1978 г. и I—V месяцы 1979 г. (*1*, *3*) и за тот же период в 1982 и 1983 гг. (*2*, *4*).

климатограмм рис. 4, *А* и 4, *Б* показывает, что еще в одном месяце (ноябрь) существенно дополняются запасы влаги накануне аномально благоприятного периода вегетации 1979 г.

Менее отчетливо прослеживаются различия в условиях тепло- и влагообеспеченности в период вегетации 1979 и 1983 гг., если представить ход температуры и осадков с нарастающим итогом за период с осадками (с ноября предшествующего года по май), т. е. до наступления сухого сезона, который продолжается 5 месяцев. Если в двух первых вариантах (рис. 4, *А*, *Б*) мы имели конкретные показатели средней месячной температуры и сумм осадков за каждый месяц, то в данном случае (рис. 5) приводится весь бюджет накопления влаги в почве накануне периода вегетации и во время интенсивного роста фисташки настоящей. Так, к концу февраля, когда начинается ее вегетация, например, в 1979 г. выпало 248 мм осадков, что составило более 60 % от общей суммы осадков за весь влажный период, а перед годом плохих условий произрастания фисташки за тот же период выпало всего 87 мм осадков, что составляет всего лишь 35 % от общей суммы за влажный период 1978—1979 гг. Практически все процессы роста листьев и побегов заканчиваются к середине мая и только плоды формируются в течение нескольких месяцев без осадков и созревают в сентябре. Диапазон различий в теплообеспеченности, насколько можно судить по средним значениям температуры воздуха, менее значителен, однако запас тепла не является помехой для благоприятного развития фисташки при условии достаточной обеспеченности влагой. На примере анализа формирования запаса влаги можно высказать мнение об использовании в качестве прогностического признака аномальности прироста на очередной период вегетации количества осадков, выпадающих в ноябре—декабре предшествующего года. В нашем примере накануне 1979 г. осадки за ноябрь и декабрь 1978 г. составили 110 мм, что равно 63 % от общей суммы влажного периода 1982—1983 гг. Следовательно, для оптимальных условий произрастания фисташки настоящей нужен большой запас влаги. Малое количество осадков, которое выпадает даже при относительно прохладной погоде, не способствует нормальным условиям произрастания деревьев.

ЛИТЕРАТУРА

Алпатьев А. М. Влагообороты в природе и их преобразование. Л.: Гидрометеоиздат, 1969. 323 с. — *Ганнибал Б. К.* Стационарные исследования фисташников Бадхыза. Динамика фитомассы. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 9, с. 1216—1218. — *Ганнибал Б. К.* Продуктивность травяного покрова фисташников Бадхыза: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1986. 17 с. — *Горелова Т. Г.* Распространение фисташников северо-западного Бадхыза в связи с геологическими и геоморфологическими условиями: Тез. докл. Всесоюз. конф. по изучению и освоению пустынных территорий Средней Азии и Казахстана, секция 2. Ашхабад: Ылым, 1968, с. 55—57. — *Дроздов О. А., Григорьева А. С.* Многолетние циклические колебания осадков на территории СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1971. 158 с. — *Ловелиус Н. В.* Изменчивость прироста годичных колец хвойных на верхней границе леса в горных районах СССР: Автореф. дис. . . . канд. геогр. наук. Л., 1970. 20 с. — *Ловелиус Н. В.* К методике дендроиндикационных исследований. — В кн.: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л.: Наука, 1972а, с. 69—73. — *Ловелиус Н. В.* Колебания прироста древесных растений в 11-летнем цикле солнечной активности. — Бот. журн., 1972б, т. 57, № 1, с. 64—68. — *Ловелиус Н. В.* Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий. Л.: Наука, 1979. 232 с. — *Ловелиус Н. В., Горелова Т. Г., Кузнецов В. И.* Рост фисташки настоящей в Бадхызе за последние 100 лет и возможности его прогнозирования. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 10, с. 1491—1498. — *Ловелиус Н. В., Гри-*

цан Ю. И. Прирост акации белой и метеорологические условия (метеорологический аспект дендроиндикации). — В кн.: Вопросы степного лесоведения и научные основы лесной рекультивации земель. Днепропетровск: Изд-во ДГУ, 1985, с. 98—104. — *Ловелиус Н. В., Лайранд И. И., Яценко-Хмелевский А. А.* Радиальный прирост ели и режим ветров. — В кн.: Экология и защита леса. Взаимодействие компонентов лесных экосистем. Л.: Изд-во ЛТА, 1985, с. 13—17. — *Попова Е. Н.* Особенности фитоклимата фисташников Бадхыза: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Днепропетровск, 1983. 21 с. — *Родин Л. Е.* (ред.). Стационарные исследования Бадхыза. Общие условия, флора, фенология, синузии криптогамов. — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 6, с. 799—809. — *Родин Л. Е.* (ред.). Стационарные исследования Бадхыза. Грибы, микроорганизмы, рептилии, фитоклимат, почвы и водный режим доминантов. — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 7, с. 915—920. — *Шереметьев С. Н.* Эколого-биологическая характеристика фисташки настоящей в Бадхызе: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1982. 20 с. — *Шнитников А. В., Ловелиус Н. В., Седова Л. И.* Дендроиндикация внутривековой изменчивости общей увлажненности. — В кн.: Озера Срединного региона (историческая изменчивость и современное состояние). Л.: Наука, 1976, с. 181—195.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 II 1985.

УДК 581.132 : 582.475

Бот. журн., т. 72, № 7

И. В. Катрушенко

ФОТОСИНТЕЗ ХВОИ *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) В СВЯЗИ С ВОЗРАСТОМ РАСТЕНИЙ В СУБКЛИМАКСОВЫХ СООБЩЕСТВАХ

I. V. KATRUSHENKO. PHOTOSYNTHESIS OF *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) NEEDLE IN CONNECTION WITH THE AGE OF PLANTS IN SUBCLIMAX COMMUNITIES

Рассмотрено изменение фотосинтетической способности хвои деревьев разного возраста, произрастающих в одном сообществе. За период, охватывающий не менее 2/3 жизненного цикла, фотосинтетическая способность теневой хвои изменяется в 2.6 раза. Сходные изменения присущи и световой хвое особей, слагающих верхний полог сообщества. Факт одновременного существования ели разного возраста в одном сообществе можно связать с большой гетерогенностью и широкими адаптационными возможностями ее фотосинтетического аппарата к условиям среды.

Вопросу стабильности растительных сообществ в последнее время уделяется большое внимание (Одум, 1975; Риклефс, 1979; Работнов, 1983). Сложность вопроса порождает множество точек зрения и подходов к его изучению, часто спорных и противоречивых. Их сопоставление и анализ недавно выполнены В. И. Василевичем (1983). Знакомство с литературой показывает, что едва ли не единственным бесспорным признаком стабильных растительных сообществ является такая возрастная структура эдифицирующей (доминирующей) популяции, которая обеспечивает поддержание стабильности сообщества в течение длительного времени. В идеальном случае все особи эдифицирующей популяции должны быть распределены по группам возраста так, чтобы численность самой младшей группы была равна сумме отпада всех последующих старших групп. Только при таком распределении обеспечивается непрерывный поток особей в стабильном сообществе (Уиттекер, 1980). Однако реальная возрастная структура в сообществе может сильно отличаться от рассмотренной выше, чему, например, в лесных сообществах способствуют периодическое семеношение, разная интенсивность потребления по годам семян лесными грызунами, неудовлетворительные условия вегетационного сезона для прорастания семян, роста всходов и другие обстоятельства. Такое положение повсеместно наблюдается в сообществах ели, а также описано для девственных буковых лесов (Цурик, 1980). И все же никакие неблагоприятные воздействия не могут лишить стабильное сообщество признака разновозрастности.

Факт существования в одном сообществе особей на разных этапах онтогенетического развития является причиной разнокачественности растений одного вида как в отношении их структуры, так и функции. В специальной литературе этот вопрос все еще не получил должного освещения. Между тем подобные сведения необходимы для выяснения причин существования разновозрастных особей эдифицирующей популяции в одном сообществе.

В связи с этим определенный интерес представляло выявление характера возрастных изменений фотосинтетической способности особей ели, произрастающих в одном сообществе, но находящихся на разных этапах жизненного цикла и выполняющих различную фитоценотическую роль.

Материал и методика

Работа выполнена на территории Центрально-лесного биосферного государственного заповедника (Калининская обл.) в кислично-щитовниковом ельнике южно-таежного типа. Умеренно разновозрастный высокосомкнутый древостой в возрасте около 100 лет имеет состав 8Е2Б+0с, среднюю высоту 29 м, запас 503 м^3/га.

Исследовали как однолетние всходы (возраст около 1.5 мес), ассимиляционный аппарат которых составляли преимущественно семядоли, так и однолетнюю хвою 3-, 5—6-, 10-, 20-, 40-, 110- и 220-летних особей ели. В зависимости от количества на одном растении используемого для опыта материала число особей в каждой группе колебалось от 35 для всходов до 3 в группе 110-летних елей. Только для последней, самой старшей возрастной группы было взято одно дерево. Отбор побегов у елей старше 20 лет производили в юго-восточной части кроны. У деревьев 110 и 220 лет образцы брали в нижней части кроны на высоте 11—13 м и в верхней — на высоте 27 м. Число побегов в экспозиционной камере (в зависимости от количества на них хвои) было разным, но в каждом случае не менее 3. По каждой возрастной группе пробы брали в 3-кратной повторности, что обеспечило точность результата не ниже 5—8 % в области плато световой кривой фотосинтеза. Экспозиционную камеру с побегами экспонировали под лампой ДРЛ-400 при освещенности 0.4, 1.1, 2.5, 6.5, 13, 25 и 40 тыс. лк. Экспозиция пробы начиналась при малой освещенности, а заканчивалась при 40 тыс. лк; продолжительность одной ступени составляла 8—9 мин, а общая не превышала 1 ч. Температура в камере поддерживалась в интервале 15—17°, т. е. в пределах температурного оптимума фотосинтеза хвои ели летом. Удовлетворительное состояние водного режима побегов в камере подтверждалось повторным воспроизведением величины интенсивности фотосинтеза при более низкой освещенности и отсутствием депрессии при 40 тыс. лк. Экспозиционную камеру включали по способу открытой системы (Карпушкин, 1971), а чувствительность всей установки ОА 5501 была не ниже 1 ppm по углекислоте (Катрушенко, 1976). В связи с различной фитоценотической ролью отдельных возрастных групп в сообществе первые шесть из них (от всходов до 40-летних деревьев) несут только теневую хвою. Две последние группы, слагающие основной полог сообщества, кроме теневой, имеют и хвою светового типа, сосредоточенную в верхней части крон. После экспозиции пробы хвою побегов отделяли, взвешивали и интенсивность фотосинтеза рассчитывали на 1 г сырой массы хвои за 1 ч. Измерения выполнены в августе, когда в основном заканчивается рост однолетней хвои и интенсивность ее фотосинтеза сохраняется на одном уровне.

Результаты и их обсуждение

Световые кривые фотосинтеза хвои ели, характеризующие возрастной ряд от однолетних всходов и до 220 лет, приведены на рис. 1. При рассмотрении полученного материала прослеживается четкая тенденция снижения фотосинтетической способности хвои в связи с увеличением возраста особей ели. Только в первые годы жизненного цикла наблюдается отклонение от этой закономерности. Так, наибольший фотосинтез однолетних всходов при световом насыщении достигает 2.5 мг CO_2/г сыр. массы·ч. Затем с увеличением возраста особей происходит резкий подъем ассимиляционной способности хвои и в трехлетнем возрасте наблюдается самая большая величина интенсивности фото-

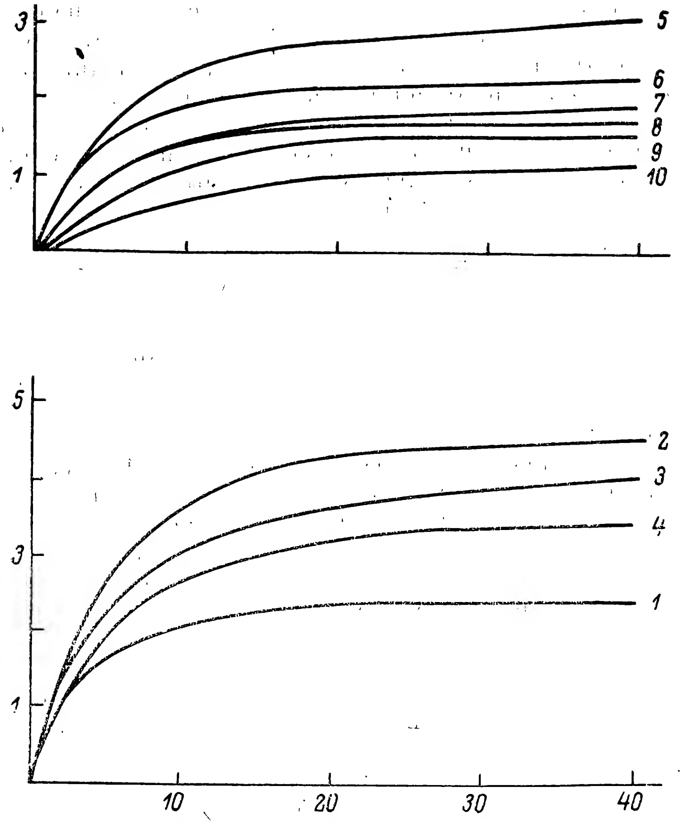


Рис. 1. Световые кривые видимого фотосинтеза однолетней хвои ели.

Возраст особей ели, лет: *1* — 1, *2* — 3, *3* — 5—6, *4* — 10, *5* — 20, *6* — 40, *7* — 110, *8* — 220, *9* — 110, *10* — 220. Кривые *1*—*8* — теневая, *9*—*10* — световая хвоя. *По оси абсцисс* — освещенность, тыс. лк; *по оси ординат* — интенсивность фотосинтеза, мг CO_2/г сыр. массы·ч.

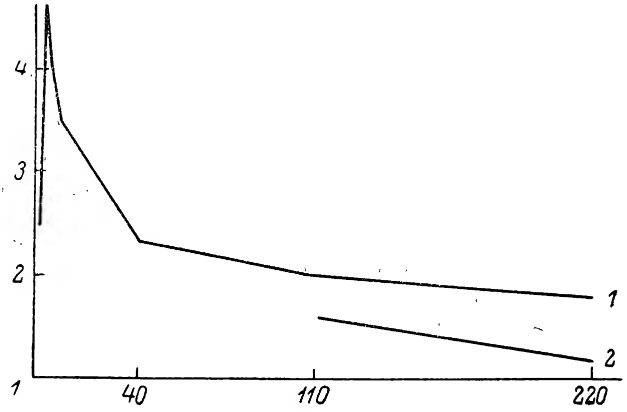


Рис. 2. Величина плато световых кривых фотосинтеза однолетней хвои ели.

1 — теневая, *2* — световая хвоя. *По оси абсцисс* — возраст особей ели, лет; *по оси ординат* — интенсивность фотосинтеза, мг CO_2/г сыр. массы·ч.

синтеза в пределах изученного возрастного ряда, которая достигает 4.6 мг CO_2/г сыр. массы·ч. Начиная с этого времени наблюдается постоянное снижение фотосинтеза. В возрасте около 40 лет величина плато световой кривой фотосинтеза снижается до уровня, отмеченного для однолетних всходов, затем фотосинтез не поднимается выше половины наибольшей величины.

Динамика уровня светового насыщения фотосинтеза для всего возрастного ряда показана на рис. 2. Как уже было отмечено выше, наряду с теневой хвоей 3 старшие группы рассматриваемого ряда, слагающие основной полог ельника, имеют и хвою светового типа. Величина плато световой кривой фотосинтеза этой хвои составляет 1.6 мг CO_2/г сыр. массы·ч у елей 110 лет и 1.2 мг у деревьев в возрасте 220 лет (рис. 2, *2*).

Изложенный материал касается только одного из аспектов углекислотного газообмена ели, а именно изменения фотосинтетической способности хвои в связи с онтогенетическим развитием особей в условиях фитосреды лесных сообществ. Хотя практическое значение подобного синэкологического направления вполне очевидно, такой подход до сих пор в достаточной мере не реализован ни для одного эдификатора лесных сообществ. Лишь сравнительно недавно И. С. Малкиной (1982) опубликованы данные об изменении фотосинтетической способности сосны на протяжении периода жизни от 5 до 100 лет. Она обнаружила, что за этот отрезок времени уровни плато световых кривых фотосинтеза у сосны изменяются всего лишь на 25—30 %, из чего следует, что сосна обладает низкими адаптационными возможностями изменения фотосинтетической способности на протяжении этого периода жизни. У ели подобные изменения достигают 2.6 раза, что на порядок выше по сравнению с сосной. С другой стороны, по данным Малкиной, у сосны световые кривые фотосинтеза теневой и световой хвои практически не различаются, поскольку у нее отсутствует собственно теневая хвоя. Это приводит к тому, что дневная продуктивность единицы массы хвои в нижней части кроны сосны из-за ослабления потока солнечной радиации в 4—5 раз ниже, чем в верхней. У ели это соотношение составляет только 2-кратную величину (Катрушенко, 1982).

Сравнение полученных результатов с рассмотренными выше данными по сосне дает четкую и контрастную картину. Прежде всего ель как объект проанализирована на более длительном отрезке ее жизненного цикла — от появления всходов до 220 лет, что составляет не менее 2/3 продолжительности ее жизни. Возрастной ряд ели представлен 8 отдельными группами — от однолетних всходов до особей старого возраста. Было уделено внимание связи фотосинтетической способности ели с ее возрастным состоянием и фитоценотической ролью особей в лесном сообществе. Последнее важно потому, что при естественном развитии ельников на первых этапах роста ели ее жизнь протекает под пологом леса в особых условиях фитосреды, где важнейшие экологические факторы сильно видоизменены сообществом. Особенно жесткие ограничения здесь накладывает световой фактор, ресурсы которого для ели приближаются к своему нижнему пределу. Ответной реакцией ели на это ограничение является создание теневой хвои с самой высокой фотосинтетической способностью (хвоя трехлетних особей). С увеличением возраста ель выходит последовательно из-под полога таежного мелкотравья и полога папоротников в пространство, где световое довольствие выше. Конкретные данные о состоянии светового режима по вертикальному профилю в субклимаксовых ельниках южно-таежного типа можно найти в работе В. А. Алексеева (1975). При выходе ели в первый полог сообщества у нее наряду с теневой хвоей формируется хвоя светового типа, что было показано на примере старших возрастных групп, рассмотренных выше. Наличие двух типов ассимиляционного аппарата позволяет ели весьма эффективно использовать световую энергию в процессе фотосинтеза (Катрушенко, 1982). Подобные возможности сосны значительно меньше по сравнению с елью (Малкина, 1982). Определенную роль в работе фотосинтетического аппарата ели играет и большая лабильность ее фотосинтетической реакции (Катрушенко, Старостина, 1977), измеряемая интервалом времени, в течение которого устанавливается новый стационарный уровень фотосинтеза после изменения освещенности. Последнее позволяет ели по сравнению с другими видами более полно использовать солнечные блики, которые доставляют значительную долю солнечной энергии под полог лесных сообществ (Цельникер, 1969, 1978; Алексеев, 1975).

Таким образом, рассмотренные выше возрастные изменения фотосинтетической способности ели, существенно отличающиеся от таковых сосны, позволяют ели на всех возрастных этапах входить в состав лесных сообществ. Высокая степень гетерогенности ассимиляционного аппарата хвои ели, его широкие адаптационные возможности обеспечивают ели формирование стабильных лесных сообществ со сложной возрастной структурой эдифицирующей популяции.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 228 с. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Карпушкин Л. Т.* Применение инфракрасного газоанализатора для изучения CO_2-газообмена растений. — В кн.: Биофизические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971, с. 44—71. — *Катрушенко И. В.* Использование схемы электрического «подавления нуля» в установке ОА 5501 для изучения CO_2-газообмена растений. — В кн.: Биофизические и системные исследования в лесной биогеоценологии. Петрозаводск, 1976, с. 18—19. — *Катрушенко И. В.* Углекислотный газообмен хвои ели по вертикальному профилю полога крон. — Лесоведение, 1982, № 1, с. 35—40. — *Катрушенко И. В., Старостина К. Ф.* Лабильность фотосинтетической реакции таежных растений. — Лесоведение, 1977, № 5, с. 92—94. — *Малкина И. С.* Влияние внешних условий и возраста дерева на интенсивность фотосинтеза сосны обыкновенной. — В кн.: Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск, 1982. с. 12. — *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 293 с. — *Риклефс Р.* Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с. — *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с. — *Цельникер Ю. Л.* Радиационный режим под пологом леса. М.: Наука, 1969. 100 с. — *Цельникер Ю. Л.* Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 217 с. — *Цурик Е. И.* Структура и возобновление девственных буковых древостоев Карпат. — Лесоведение, 1980, № 6, с. 75—84.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 XI 1985.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005.576.16 : 582.26 (479.24)

Н. И. Караева, Ш. Дж. Мухтарова

РЕДКИЕ ДЛЯ СССР И НОВЫЕ ВИДЫ ПЕННАТНЫХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ АЗЕРБАЙДЖАНА

N. I. KARAYEVA, SH. J. MUCHTAROVA. RARE FOR THE USSR AND NEW SPECIES OF THE PENNATE DIATOMS (*BACILLARIOPHYTA*) FROM AZERBAIJAN

Приводятся электронно-микроскопические диагнозы 10 видов пеннатных диатомовых водорослей, обнаруженных в различного типа пресноводных водоемах Кахского и Закатальского районов Азербайджана (южные склоны Главного Кавказского хребта) и в Каспийском море (азербайджанское прибрежье). Большинство из них — тонкопанцирные виды, которые трудно идентифицируются светооптически. Среди них новые для СССР: *Navicula cloacina*, *N. permitis*, *N. twymaniana*, *Cymbella inelegans*, *Amphora micrometra* и др.

При исследовании альгофлоры Кахского и Закатальского районов Азербайджана (южные склоны Главного Кавказского хребта) (Мухтарова) и азербайджанского прибрежья Каспийского моря (Караева) в материалах, собранных в течение 1982 г., мы обнаружили ряд тонкопанцирных диатомовых, которые с помощью светового микроскопа (СМ) в большинстве случаев идентифицировать с достаточной уверенностью не удавалось. Необходимость точной идентификации подобных диатомовых отмечается в работах H. Lange-Bertalot и обосновывается экологической важностью этих видов (Lange-Bertalot, Bonik, 1976; Ruppel, Lange-Bertalot, 1977; Lange-Bertalot, 1979). Как указывается в цитированных работах, именно некорректная идентификация видов с «гиалиновыми» створками, неизбежная при их светооптических исследованиях, привела к девальвации широкоизвестной шкалы Кольквица—Марссона. Как пример такой путаницы Lange-Bertalot отмечает случай с *Navicula pelliculosa*, истинный объем и морфологию которой удалось установить только в процессе структурного анализа, проведенного с применением ТЭМ. Это побудило нас использовать трансмиссионный электронный микроскоп (ТЭМ) марки JEM-3 фирмы JEOL.

В результате проведенных исследований и проверки литературы в составе альгофлоры указанных водоемов мы выявили 7 видов новых для территории СССР, а также редкие виды, для которых в СССР было известно одно-два местонахождения. Так как некоторые из этих видов ранее электронно-микроскопически никем не исследовались, а также в связи с тем что мы не имели возможности проверить типовые материалы, находящиеся в ФРГ в коллекции Института морских исследований (Бремерхафен), приводим их со знаком открытой номенклатуры. Многие из найденных нами видов не обнаруживаются в СМ и поэтому распространение их нуждается в уточнении, оно несомненно шире, чем это пока известно.

Материал для световой и электронной микроскопии подготавливали по общепринятым методикам (Бирюзова и др., 1963). В статье используется терминология, предложенная Р. Росс и др. (1983), порядок описания створок принят по «Предложениям. . .» (1977). Ниже приводим описания исследованных видов по электронно-микроскопическим данным.

Navicula accomoda Hustedt, 1950, p. 446, pl. 39, fig. 17, 18 (табл. I, *1*)

Створки довольно тонкостенные, широколанцетные, с коротко оттянутыми клювовидными концами, 20—24 мкм дл., 7—8 мкм шир. Осевое поле узкое, линейное, на середине слабо расширяющееся в очень маленькое среднее. Поперечные штрихи параллельные, переходя на концы створки, становятся конвергентными и учащаются. Структура штрихов из мелких ареол, образующих продольные ряды, параллельные осевому полю. Штрихов 26 в 10 мкм, у концов из 32 в 10 мкм, продольных рядов ареол 36 в 10 мкм. Шов прямой.

Этот вид достаточно хорошо идентифицируется в СМ по сочетанию двух характерных признаков — форме створки и параллельным штрихам.

Пресноводный вид, в СССР до сего времени обнаружен в р. Енисей, известен также в водоемах Европы, Иордании, США, Африки.

Нами найден в минеральном источнике Мацым Кахского р-на.

Navicula aff. *N. amphipleuroides* Hustedt, 1955, p. 30, taf. 5, fig. 33—34 (табл. I, *2*)

Створки тонкостенные, эллиптические с широкозакругленными концами, 7—10 мкм дл., 4—4.5 мкм шир. Осевое и среднее поля объединены в одно очень широкое, составляющее более половины ширины створки. Штрихи короткие, краевые, 20 в 10 мкм, слаборадиальные, укорочены на полюсах. Шов тонкий, с изогнутыми ветвями и развитыми длинными конечными щелями, загнутыми в одну сторону; проксимальные концы ветвей шва удалены друг от друга.

Структура этого вида довольно трудно различается в СМ, утолщение стенки створки вокруг шва и между проксимальными концами ветвей шва, по-видимому, создает в СМ впечатление наличия ребра, окружающего ветви, как это изображено на рисунке F. Hustedt (1955).

Морской редкий вид, известен только у атлантического побережья США (Бофорт). В СССР ранее не обнаружен, нами найден в южной части Каспийского моря, у западного побережья.

Navicula cloacina Lange-Bertalot et Bonik, 1976, p. 313—315, fig. 1d, 14, 15 (табл. I, *3—5*)

Створки тонкостенные, эллиптические, сужающиеся к закругленным, иногда очень слабо оттянутым концам, 10—13 мкм дл., 4—5 мкм шир. Осевое поле узкое, линейное, не расширяется в среднее. Поперечные штрихи нежные, изогнутые, на середине чередуются длинные штрихи с короткими, радиальные, у самых концов становятся параллельными или слабоконвергентными. Короткие штрихи окружают конечные щели на полюсах. По краю створки также расположены очень короткие штрихи, вклинивающиеся между длинными. Штрихи состоят из одного ряда округлых ареол. Штрихов 40 в 10 мкм, ареол 60 в 10 мкм. Шов почти прямой, нитевидный, конечные щели загнуты в одну сторону.

В СМ структура створки почти неразличима, за исключением более сильно окремнелого осевого поля, имеющего в условиях этой оптики вид ребра.

Экология этого вида исследована Lange-Bertalot и Bonik (1976), которые отмечают, что вид чувствителен к дефициту кислорода. Пресноводный вид, до сего времени известен лишь в р. Майн и водоемах Южной Африки. Новый для СССР вид, нами найден в р. Илисучай Кахского р-на.

Navicula excelsa Krasske, 1925, p. 51, taf. 2, fig. 32 (табл. I, *6*)

Створки тонкостенные, гиалиновые эллиптические, с закругленными концами, 13—16 мкм дл., 5—7 мкм шир. Осевое поле широкое, плавно расширяющееся к середине, среднее поле не отграничено четко от осевого. Поперечные штрихи радиальные, на середине заметно разреженные, отдельные средние штрихи укорочены и нерегулярно чередуются с длинными. По мере удаления от середины створки штрихи становятся все более резкорадиальными, на полюсах они окружают конечные узелки. Штрихи состоят из округлых ареол, конечные, проксимальные к шву ареолы каждого штриха более крупные. Штрихов на середине 16 в 10 мкм, у концов до 24 в 10 мкм, ареол 36 в 10 мкм. Шов прямой, нитевидный, с более или менее удаленными центральными порами. У этого вида в СМ с трудом улавливается лишь разреженность средних штрихов.

Аэрофильный, пресноводный вид, нередок в почве, известен в Европе, Южной Африке. В СССР ранее отмечен только в водоемах Эстонии. Нами обнаружен в р. Талачай Закатальского р-на.

Navicula aff. *N. fenestrella* Hustedt, 1955, p. 30, taf. 5, fig. 32

(табл. I, *7—9*)

Створки тонкостенные, эллиптические до широколанцетных с закругленными концами, 5—7 мкм дл., 3—4 мкм шир. Осевое и среднее поля объединены в одно очень широкое, повторяющее форму створки. Штрихи все одинаковой длины, короткие, располагаются по краю створки, окружают дистальные концы шва. Штрихи занимают не более трети ширины каждой половины створки, не переходят на загиб, 32—34 в 10 мкм. Велум перфорирован мелкими отверстиями, расположенными по его краю, иногда и в центре. Шов прямой со складчатой щелью, дистальные концы его удалены от концов створки, центральные и конечные щели неразвиты.

Этот вид в СМ почти невозможно дифференцировать от *N. amphipleuroides* Hust., в ТЭМ хорошо видны признаки, отличающие его, — это короткий прямой шов с неразвитыми конечными щелями. Наши экземпляры отличаются от описанных Hustedt (1955) отсутствием короткого ряда штрихов (как отмечается в его диагнозе) иногда сопровождающих шов, а также более частыми штрихами.

Редкий морской вид, известен у атлантического побережья США и севера Европы. В СССР ранее не обнаружен, нами найден единично в южной части Каспийского моря у западного побережья.

Navicula permitis Hustedt, 1945, p. 918, taf. 41, fig. 8. 9

(табл. I, *10*, *11*)

Створки тонкостенные, эллиптические, с закругленными, неоттянутыми концами; лишь по форме створки этот вид отличается в СМ от двух предыдущих. Створки 8—10 мкм дл., 4—5 мкм шир. Осевое поле узкое, среднее — небольшое округлое. Штрихи нежные, радиальные, местами по краю вклиниваются короткие. Штрихи состоят из довольно крупных, округло-квадратных ареол, но одна краевая ареола каждого штриха сильно вытянута, линейная. Штрихов 40 в 10 мкм, ареол 48 в 10 мкм. Шов с очень слабо изогнутыми ветвями, конечные щели длинные, изогнуты крючковидно.

Пресноводный вид, до сего времени известен лишь в водоемах Балканского п-ова, в р. Майн, в Южной Африке. В СССР ранее не обнаружен, нами найден в очень маленьком озерке, в которое расширяется ручеек, вытекающий из минерального источника Гезбулаг Кахского р-на.

Navicula twymaniana Archibald, 1966, p. 264, fig. 41, 43; Shoeman, Archibald, 1977, p. 1—5

(табл. I, *12*, *13*)

Створки тонкостенные, гиалиновые, широколанцетные, с закругленными концами. Створки 9—11 мкм дл., 3—4 мкм шир. Осевое поле узкое, линейное, едва заметно расширяющееся в центре. Штрихи параллельные до слабoрадиальных, у концов слабоконвергентные, на полюсах короткие штрихи окружают конечные щели. Штрихи состоят из округло-квадратных ареол. Конечные ареолы штрихов, расположенных по обе стороны от среднего поля, вытянуты в поперечном направлении. Штрихов на середине 30 в 10 мкм, у концов до 40, ареол 60 в 10 мкм. Шов нитевидный, конечные щели крючковидно изогнутые.

В СМ этот вид от остальных мелких и тонкостенных видов можно отличить по сильно окремнелому, но узкому осевому полю в сочетании с различимой разреженностью средних штрихов.

Пресноводный вид, известен в водоемах Швеции и Южной Африки, в СССР ранее не обнаружен, нами найден в р. Илисучай Кахского р-на.

Amphora micrometra Giffen, 1966, p. 253, fig. 16, 17

(табл. I, *14*, *15*)

Панцирь тонкостенный, широколанцетный, без вставочных ободков, 10—12 мкм дл. Створки 2 мкм шир., полуланцетные, с почти неоттянутыми, закругленными концами. Спинной край несколько уплощен или едва заметно вдавлен на середине, брюшной — прямой. Осевое поле узкое, среднее — неразвитое, иногда еле заметное на брюшной стороне. Штрихи на середине параллельные, 55—60 в 10 мкм, к концам переходят в радиальные. Ребра между средними штрихами немного более грубые. Велум типа рика. Шов приближен к брюшному краю, дистальные концы его слабо загнуты на брюшную сторону, конечные щели отогнуты к спинной стороне. В ТЭМ нам не удалось наблюдать осевую складку.

Возможно, солоновато-водный редкий вид, до сего времени известен у побережья Южной Африки, в устье р. Сандей. В СССР ранее неизвестен, нами обнаружен в Каспийском море у Апшеронского п-ова.

Amphora submontana Hustedt, 1949, p. 112—113, taf. 11, 4

(табл. I, *16*, *17*; II, *1*)

Створки полуланцетные, с клювовидно оттянутыми концами, 10—15 мкм дл., 2—3 мкм шир. Брюшной край довольно широкий, почти прямой, спинной — несколько уплощен. Осевое поле узкое, среднее — на брюшной стороне овальное, на спинной имеет вид фасции не достигающей края створки. По большой плотности этой части створки мы предполагаем, что центральный узелок в виде короткого ставроса. Штрихи радиальные, очень тонкие, на середине брюшной стороны створки штрихи сильно разрежены. На середине спинной стороны штрихи развиты только на загибе. Они состоят из очень мелких ареол, на брюшной стороне в штрихах, находящихся у центрального узелка, ареолы расположены разреженно. Штрихов 40—44 в 10 мкм, на середине брюшной стороны 30 в 10 мкм, ареол 60 в 10 мкм. Шов слабо изогнутый, проксимальные концы его ветвей слабо отогнуты на спинную сторону. Структура створки в СМ почти невидима, легко различается лишь прерванность штрихов на середине спинной стороны.

Пресноводный редкий вид, в СССР указывается только в р. Енисей, известен также в водоемах экваториальной Африки, на о. Маврикия и Сейшельских островах. Нами обнаружен в минеральном источнике «Мацым» Кахского р-на.

Cymbella inelegans Cleve, 1894, p. 168, pl. 5, fig. 1

(табл. II, *2*—*8*)

Створки полуэллиптические, 20—25 мкм дл., 8—10 мкм шир., с выпуклым спинным и обычно волнистым брюшным краем, концы широко-закругленные. Осевое поле неширокое, на середине расширяется в среднее, более развитое на спинной стороне, где имеет ланцетную форму. Штрихи обычно состоят из одного ряда ареол, но один-два конечных штриха на брюшной стороне —

всегда из сдвоенных рядов ареол, расположенных во взаимопересекающихся рядах. Тенденцию к сдвоенности проявляют единичные штрихи и на остальной части брюшной стороны, причем чаще всего это имеет место не на всем протяжении каждого из таких штрихов. Один-два средних штриха на брюшной стороне заканчиваются маленькими стигмами, имеющими бахромчатые края. Штрихов 12, ареол 30 в 10 мкм. На концах створки очень небольшое апикальное поле пор, почти неразличимое в СМ. Шов слабоарковидноизогнутый, концы загнуты на брюшную сторону, щель шва на середине каждой ветви сильноскладчатая, конечные щели развитые, загнуты на спинную сторону.

Этот вид в СМ довольно легко дифференцируется от других представителей рода по очень характерной волнистости брюшного края. Другие его признаки — стигмы и сдвоенность рядов ареол конечных штрихов — в нашем материале достаточно четко различались лишь в ТЭМ. Исследовавшие этот вид до нас P. Cleve (1894) и Ch. Reimer (Patrick, Reimer, 1975) не отметили по этой причине наличия стигмы, а первый автор — и сдвоенных рядов ареол. Reimer наблюдал лишь один экземпляр названного вида и поэтому не мог составить мнение о морфологической изменчивости его в водоемах США. В нашем материале створки этого вида встречались довольно часто и мы можем отметить, что у него варьирует число штрихов из сдвоенных рядов ареол, а в отличие от экземпляров, описанных в литературе (55—77 мкм дл. и 20—21 мкм шир.), нами обнаружены заметно более мелкие и, по-видимому, поэтому мы не наблюдали у них параллельного или конвергентного направления конечных штрихов на брюшной стороне.

Cleve относит вид к группе *Encyonema*, но с вопросом. Мы, основываясь на делении рода, предложенном K. Krammer (1982), и в соответствии с характеристиками выделенных им подродов, считаем, что исследуемый вид относится к подроду *Cymbella* в соответствии с его формой створки, наличием апикального поля пор, стигм на брюшной стороне. К сожалению, о еще одном признаке этого подрода — наличии или отсутствии щели, проходящей по центральному узелку между двумя ветвями шва — мы судить не можем, так как это требует исследования в сканирующем электронном микроскопе.

Этот пресноводный очень редкий в водоемах земного шара вид описан Cleve в ископаемом состоянии из отложений Fall и River (Орегон, кол. Grove) и до сего времени был известен также еще только из водоемов Калифорнии. В СССР ранее не обнаружен, нами найден в минеральном источнике «Сангер-булаг» Кахского р-на.

ЛИТЕРАТУРА

Бирюзова В. К., Боровягин В. Л., Гилев В. П. и др. Электронно-микроскопические методы исследования биологических объектов. М., 1963. 204 с. — *Предложения* для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 2, с. 192—214. — *Росс Р., Кокс А., Караева Н. И.* и др. Исправленная терминология кремнеземных компонентов клетки диатомовых водорослей. — Биол. науки, 1983, № 5, с. 65—75. — *Cleve P. T.* Synopsis of the Naviculoid Diatoms, P. I. Stockholm, 1894. 194 p. — *Hustedt F.* Marine littoral Diatoms of Beaufort, North Carolina—Duke University Marine Station Bul., 1955, N 6, p. 1—67. — *Krammer K.* Valve morphology in the genus Cymbella. Vaduz, 1982. 299 p. — *Lange-Bertalot H.* Toleranzgrenzen und Populations dynamik bentischer Diatomeen bei unterschiedlich starker Abwasserbelastung. — Arch. Hydrobiol., 1979, suppl. 56, p. 184—219. — *Lange-Bertalot H., Bonik K.* Massenentwicklung bisher seltener und unbekannter Diatomeen als Indikator starker Abwasserbelastung in Flüssen. — Arch. Hydrobiol., 1976, suppl. 49, p. 303—332. — *Patrick R., Reimer Ch. W.* The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii. Philadelphia, 1975, vol. 2, pt 1. 219 p. — *Ruppel M., Lange-Bertalot H.* Kieselalgen — Neufunde als wichtige Bioindikatoren im Abwasser von Frankfurt am Main. — Natur Mus., 1977, Bd 107, Hf 6, S. 157—164.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 25 XII 1986.

УДК 582.918.3 Бот. журн., т. 72, № 7

В. Б. Куваев, Н. М. Пирожкова

ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ РОДА *ANDROSACE* (*PRIMULACEAE*)

W. B. KUVAJEV, N. M. PIROZHKOVA. SOME PROBLEMS OF THE SYSTEMATICS OF THE GENUS *ANDROSACE* (*PRIMULACEAE*)

Разностороннее фитохимическое исследование видов рода *Androsace* подтвердило систематическую целостность рода. Хроматографическая оценка тритерпеновых гликозидов в сочетании с накопленными кариосистематическими и другими данными выявила неточности в существующей системе рода. Выделены новые для науки секция *Filiformes* и подсекция *Perennes*, предложена уточненная система рода (7 секций, 40 видов и подвидов, с учетом описанных после выхода 18-го тома «Флоры СССР»). Высказаны предположения о филогении.

Основы систематики рода проломник *Androsace* L. разрабатывали C. Linneus (1753), A. P. de Candolle (1844), C. F. Ledebour (1847), F. Pax (1891). Трудности ее общеизвестны: достаточно сказать, что Linneus отнес ряд видов проломника в особый род *Aretia* L., а *Androsace gmelinii* (Gaertn.) Roem. et Schult. был описан первоначально в роде *Cortusa* L.

Наше внимание привлекло сообщение Л. Н. Суриной с соавторами (1971), содержащее народно-медицинские сведения о биологической активности *Androsace septentrionalis* L.; они опубликованы также в зарубежной печати (Sokolow, Surina, 1975). Мы подвергли проломники фитохимическим и фармакологическим испытаниям, показавшим, что они представляют большой интерес для медицины (Пирожкова и др., 1980а, б, и др.).

При разработке прикладных аспектов проблемы нам пришлось включиться в решение вопросов систематики проломника. По характеру своей работы мы имели возможность рассматривать их в плоскости хемосистематики. В последнее время химические данные широко привлекаются для решения не только вопросов собственно систематики (Hegnauer, 1971, и др.), но и филогении (Stuessy, Crawford, 1983, и др.). Более полны хемотаксономические сведения для лекарственных растений (Tètènyi, 1970, и др.); это объясняется необходимостью их углубленного изучения в целях медицинского использования. К началу исследования рода *Androsace* мы накопили известный опыт работы в данном направлении с другими таксонами — *Acanthophyllum* L. (Куваев, Юхананов, 1976), *Hedysarum* L. (Куваев и др., 1972), *Rhodiola* L. (Краснов и др., 1978). Удивительно, что такой существенный в структуре сем. *Primulaceae* род, как *Androsace*, фитохимически почти не изучен. В последней фитохимической сводке (Hegnauer, 1969) к нему относятся лишь 2 упоминания: о наличии сапонинов (с. 389) и нахождении амилоида в семенах *Androsace maxima* (с. 400). Все вышесказанное придавало особую новизну и ценность результатам исследования, но делало крайне трудным его проведение.

Отправными моментами в фитохимических исследованиях конкретного таксона являются следующие.

1. Обобщенная химическая характеристика семейства, к которому он относится. Для сем. *Primulaceae*, по R. Hegnauer (1969 : 402), важнейшие фитохимические особенности: 1) всеобщее наличие сапонинов преимущественно с нейтральными тритерпеновыми сапогенинами; 2) достаточно всеобщее наличие лейкоантоцианов, локализованных в клетках с дубильными веществами; 3) присутствие гетерозидов, производных гидрохинона или резорцина; 4) содержание в семенах в качестве запасных веществ амилоида и масел и отсутствие крахмала; 5) тенденция к специализации в сахаридном обмене (накопление волемита и олигосахаридов, появление свободных гептоз).

2. Наличие достаточно апробированной системы исследуемого таксона. Нам не известны глобальные монографии по роду *Androsace*. Во «Флоре СССР» Б. К. Шишкин и Е. Г. Бобров (1952), использовав материалы П. Н. Овчинникова, выделили 6 секций с 33 видами. В дальнейшем были описаны или признаны еще 7 видов и подвидов — *Androsace darvasica* Ovcz. (Овчинников, 1928), *A. pavlovskii* Ovcz. (Овчинников, 1954), *A. gorodkovii* Ovcz. et Karav. (Караваев, 1957), *A. semiperennis* Jurtz. (Юрцев,

1970), *A. maxima* subsp. *caucasica* (Kusn.) Fed. (Тахтаджян, Федоров, 1972), *A. exscapa* (Turcz.) Maximova (Максимова, 1975), *A. alaica* Ovcz. et Astan. (Овчинников, Астанова, 1984). В результате система рода *Androsace* флоры СССР приняла следующий вид.

Androsace L.

Sectio 1. *Chamaejasme* Koch

Subsectio 1. *Villosae* (Hand.-Mazz.) Schischk. et Bobr. 1. *A. sericea* Ovcz.; 2. *A. alaica* Ovcz. et Astan.; 3. *A. ovczinnikovii* Schischk. et Bobr.; 4. *A. caduca* Ovcz.; 5. *A. pavlovskii* Ovcz.; 6. *A. barbulata* Ovcz.; 7. *A. incana* Lam.; 8. *A. taurica* Ovcz.; 9. *A. koso-poljanskii* Ovcz.

Subsectio 2. *Dasyphyllae* Ovcz. 10. *A. dasyphylla* Bunge; 11. *A. acrolasia* Ovcz. et Vved.; 12. *A. angrenica* Ovcz.

Subsectio 3. *Chamaejasmoideae* (Hand.-Mazz.) Schischk. et Bobr.; 13. *A. capitata* Willd. ex Roem. et Schult.; 14. *A. akbaitalensis* Derg.; 15. *A. olgae* Ovcz.; 16. *A. darvasica* Ovcz.; 17. *A. bungeana* Schischk. et Bobr.; 18. *A. lehmanniana* Spreng.; 19. *A. triflora* Adam; 20. *A. gorodkovii* Ovcz. et Karav.; 21. *A. semiperennis* Jurtz.

Subsectio 4. *Aretia* (L.) Schischk. et Bobr. 22. *A. ochotensis* Willd. ex Roem. et Schult. 23. *A. arctica* Cham. et Schlecht.

Sectio 2. *Pseudodouglasia* Ovcz.

24. *A. bryomorpha* Lipsky.

Sectio 3. *Samuelia* Schlecht.

25. *A. umbellata* (Lour.) Merr. 26. *A. gmelinii* (Gaertn.) Roem. et Schult.

Sectio 4. *Andraspis* Duby=sectio *Androsace*

Subsectio 1. *Oreades* Schischk. et Bobr.; 27. *A. albana* Stev.; 28. *A. bidentata* C. Koch; 29. *A. armeniaca* Duby; 30. *A. macrantha* Boiss. et Huet; 31. *A. intermedia* Ledeb.; 32. *A. raddeana* Somm. et Levier.

Subsectio 2. *Haplorhiza* (Ledeb.) Schischk. et Bobr.=subsectio *Androsace*. 33. *A. elongata* L.; 34. *A. lactiflora* Pall.; 35. *A. fedtschenkoi* Ovcz.; 36. *A. septentrionalis* L.; 37. *A. exscapa* (Turcz.) Maximova; 38. *A. filiformis* Retz.

Sectio 5. *Megista* Schlecht.

39. *A. maxima* L. subsp. *turczaninowii* (Freyn) Fed.; 40. *A. maxima* subsp. *caucasica* (Kusn.) Fed.

Таким образом, система рода *Androsace* применительно к флоре СССР достаточно разработана и каждый вид занимает в ней определенное место. Но картина остается стройной лишь пока основывается на морфологических признаках и продолжительности жизни особей. В дальнейшем по проломникам были накоплены кариосистематические данные (Favarger, 1958, 1965; Kress, 1963, 1965; Хромосомные числа. . ., 1969; Юрцев, Жукова, 1972; Жукова и др., 1973; Index to plant chromosome. . ., 1973, и др.). Получены сведения о наличии сапонинов у *A. septentrionalis*, *A. filiformis*, *A. lactiflora* (Черникова, 1949; Самарин, 1965; Алимбаева и др., 1969; Слепцова, 1971; Шухободский и др., 1972; Захаров и др., 1974). Нами выявлены разнообразные данные по химизму многих видов (Пирожкова, 1983, и др.). Все эти данные в приведенную схему рода полностью не укладываются.

Качественная фитохимическая оценка рода *Androsace*

Приступая к хемосистематическим исследованиям рода, мы сознавали невозможность охватить все виды проломника флоры СССР и стремились прежде всего получить материал по всем секциям. Исключение составила секция *Pseu-*

dodouglasia с единственным видом *A. bryomorpha*. Использовали специально собранные сырьевые образцы (Якутский филиал СО АН СССР) и дублеты, любезно предоставленные из гербариев Ботанического института АН СССР, Томского государственного университета, Академии наук МССР, Всесоюзного института лекарственных растений, Института леса и древесины СО АН СССР и лично Ю. П. Кожевниковым (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Исследованные образцы видов рода *Androsace*

Вид	Дата сбора	Фенофаза *	Место сбора	Коллектор
1. *A. incana*	27 VI 1972	○	Иркутская обл., Нижнеудинский р-н, окр. с. Муксут	В. Куваев, Г. Копанева
2. *A. pavlovskii*	27 VI 1977	(	ТаджССР, Хорог, окр. биостанции Чечекты	Т. Хоружая
3. *A. villosa* s. l.	8 VII 1947	○	Бурятская АССР, окр. Баргузина, лев. берег р. Баргузин, зап. склон горы Лысой	Л. Ногина
4. *A. chamaejasme*	1961		Якутская АССР	
5. *A. bungeana*	9 VII 1974	—○	Горно-Алтайская АО, Усть-Коксинск. р-н, прав. берег р. Черемуховой, у скал	Н. Пирожкова, Ю. Суров, Г. Серых
6. *A. lehmanniana*	23 VII 1975		Красноярский край, п-ов Таймыр, 30 км от Норильска, галечник по р. Талнах	В. Амельченко
	1975		Тувинская АССР	
7. *A. triflora*	18 VII 1980	○	Юго-восток гор Бырранга, бас. р. Малахай-Тари, р. Ледяная, 6 км от устья	Ю. Кожевников
8. *A. ochotensis*	19 VII 1980	○	Магаданская обл., окр. райцентра Омсукчан, руч. Малютка	В. Куваев
9. *A. gmelinii*	21 VI 1980	○	Горно-Алтайская АО, долина р. Катунь, окр. с. Онгудай	Н. Пирожкова
10. *A. elongata*	21 V 1969	○	МССР, склон под пологом леса между с. Сороки и с. Трифауцы	Г. Каталева
11. *A. lactiflora*	5 VIII 1975	(	Красноярский край, близ перевала от с. Таштып к с. Абаза	Ю. Суров
12. *A. septentrionalis*	1—3 VI 1977	○	Горно-Алтайская АО, окр. г. Горно-Алтайск, ю. склон горы	Н. Пирожкова
13. *A. filiformis*	5—6 VI 1977	○	Горно-Алтайская АО, Усть-Коксинский р-н, бас. р. Банная, пойма	Н. Пирожкова, Ю. Суров
14. *A. turczaninowii*	18 VI 1978	○	Горно-Алтайская АО, окр. г. Горно-Алтайск, ю. склон горы	Н. Пирожкова, Ю. Никифоров

* Обозначения, традиционно используемые в геоботанике.

Качественную оценку проводим по 10 классам соединений: алкалоиды, флавоноиды, сердечные, стероидные, тритерпеновые гликозиды (сапонины), дубильные вещества, антрохиноны, проазулены, сесквитерпеновые лактоны, кумарины. Использовали общепринятые методики (Баньковский и др., 1947; Бауэр, 1953; Fontan-Candela, 1954; Рыбалко и др., 1965; Хроматография . . ., 1965; Лазурьевский и др., 1966; Кузнецова, 1967, и др.). Испытывали представителей 4 секций из 5, установленных во «Флоре СССР»: *Chamaejasme* (*A. incana*, *A. villosa* s. l., *A. chamaejasme* s. l., *A. lehmanniana*, *A. pavlovskii*, *A. bungeana*, *A. ochotensis*, *A. triflora*), *Samuelia* (*A. gmelinii*), *Androsace* (*A. septentrionalis*, *A. lactiflora*, *A. elongata*, *A. filiformis*), *Megista* (*A. maxima*).

Всего испытаны 14 видов. Признавая несовершенство методов качественной оценки и известную, а подчас значительную ее приближенность, мы все же считаем возможным обсудить полученные результаты. Ни у одного из испытанных видов совсем не были отмечены алкалоиды, проазулены, сесквитерпеновые лактоны, стероидные, в том числе сердечные гликозиды. Во всех видах в том или ином количестве (хотя бы в виде следов) обнаружены флавоноиды и кумарины; всегда содержится много тритерпеновых гликозидов. Только по дубильным веществам и антрахинонам картина менее однородна: представители этих классов соединений в испытанных видах чаще отсутствуют полностью, реже представлены следами и только у *A. maxima* дают совершенно четкую качественную реакцию.

Результаты качественной оценки красноречиво характеризуют единство рода *Androsace*. Но, как легко видеть, для уточнения внутриродовой систематики они практически не могут использоваться.

Изучение качественного состава тритерпеновых гликозидов

Несмотря на исключительные трудности работы с тритерпеновыми гликозидами, именно она имеет особую ценность для хемосистематики в силу чрезвычайного многообразия и специфичности индивидуальных соединений данного класса. Поэтому тритерпеновые гликозиды избраны для критической оценки внутриродовой систематики рода *Androsace*.

Основой раздела было углубленное изучение состава тритерпеновых гликозидов проломника северного *Androsace septentrionalis* (Пирожкова и др., 1980а; Пирожкова, 1983, и др.). В результате его обнаружены 17 гликозидов, обозначенные нами в порядке увеличения их полярности — A, B, C, D, C_1, D_1, E, F, G, H, I, K, L, M, N, O, P. Получены следующие агликоны: 1) примулагенин A, в одних случаях с глюкуроновой кислотой, в других без нее; 2) олеаноловая кислота. В углеводной части выявлены глюкоза, арабиноза, рамноза, галактоза и глюкуроновая кислота; место и порядок присоединения сахаров к агликону определялись по общепринятой схеме (Пирожкова, 1983, и др.).

Для прочих видов проломника выявлялся хроматографически качественный состав тритерпеновых гликозидов в сравнении с гликозидами проломника северного. Сырье каждого вида экстрагировали 70%-м этанолом, который затем отгоняли и проводили последовательную экстракцию водных остатков хлороформом, эфиром, этилацетатом. После очистки сумму тритерпеновых гликозидов переводили в метанольный раствор и осаждали их в ацетоне. Состав гликозидов изучали в закрепленном тонком слое силикагеля в системах хлороформ—метанол—вода (61 : 32 : 7; 65 : 35 : 10). Для выявления пятен индивидуальных гликозидов проводили обработку хроматограмм 25%-м раствором фосфорновольфрамовой кислоты и 50%-м — серной.

Гликозиды проломников на основе изученности строения гликозидов из проломника северного разделены на 3 группы: I — гликозиды примулагенина A, содержащие глюкуроновую кислоту (условное обозначение в табл. 2, 3 — PG, их следы — pg); II — то же, что I, но без глюкуроновой кислоты (условное обозначение — P, следы — p); III — гликозиды, агликон которых — олеаноловая кислота (условное обозначение — O, следы — o). Эти гликозиды ранее не были известны для сем. *Primulaceae*, они выявлены нами впервые.

Распределение гликозидов названных групп по видам проломника в соответствии с системой рода во «Флоре СССР» представлено в табл. 2. Из нее очевидны значительные расхождения между распределением видов в названной системе и составом их гликозидов. Рассмотрим это по секциям.

Секция *Chamaejasme* отличается однородностью химического состава: виды содержат почти исключительно гликозиды I группы с большим количеством сахаров в молекуле. Гликозиды II группы представлены обычно лишь следами пентаозида примулагенина; в значительном количестве он обнаружен только у *A. bungeana* и *A. triflora*. *A. triflora* и *A. ochotensis* резко уклоняются от прочих видов: у них присутствуют не только гликозиды II группы, но и гликозиды олеаноловой кислоты, данной секции в общем совершенно несвойственные. Добавим, что в отличие от одно-двулетних видов этой секции, обычно имеющих число хромосом 2n=20 (Хромосомные числа. . ., 1969), оба эти вида многолетники с 2n=(38) 40 (Хромосомные числа. . ., 1969; Жукова и др., 1973). Неправильность помещения *A. triflora* и близкого *A. gorodkovii* в секцию *Chamaejasme* отмечалась Б. А. Юрцевым (1970) при выделении третьего многолетнего вида *A. semiperennis* Jurtz., отнесенного им вместе с двумя предыдущими к однолет-

ТАБЛИЦА 2

Схема хроматографического распределения тритерпеновых гликозидов у видов *Androsace*, представленная в соответствии с системой рода во «Флоре СССР»

Секция	Подсекция	Вид	Характер тритерпеновых гликозидов по количеству сахарных остатков																
			гликозиды с количеством сахаров более 8				гликозиды с 6—8 сахарами			10 H пентаозид	9 G пентаозид	8 F тетраозид	7 E тетраозид	6 D_1 триозид	5 C_1 триозид	4 D биозид	3 C биозид	2 B монозид	1 A монозид
			17 P	16 O	15 N	14 M	13 L	12 K	11 I										
Chamaejasme	*Villosae*	1. *A. incana*	PG	PG	PG	PG	PG	PG	PG	p									
		2. *A. villosa* s. l.			pg	pg	pg	pg		p									
		3. *A. pavlovskii*	PG	PG	PG	PG	PG	PG	PG	p									
	Chamaejasmoideae	4. *A. chamaejasme* s. l.			pg	pg	pg	pg	pg	p									
		5. *A. bungeana*					pg	PG		P		p							
		6. *A. lehmanniana*			PG	PG	PG	PG	PG	p									
		7. *A. triflora*	PG	PG	PG	PG	PG	PG	PG	P	O	p	o	p					
	Aretia	8. *A. ochotensis*					PG	PG		P	O	p	O						
Samuelia		9. *A. gmelinii*						PG	pg	P	o	p	O	P					
Andraspis	*Haplorhiza*	10. *A. elongata*					PG	PG	pg	P	O	p	o	p					
		11. *A. lactiflora*			pg	pg	PG	PG	PG	P	O	p	O						
		12. *A. septentrionalis*			pg	pg	PG	PG	PG	P	O	p	O	p	o	p	o	p	o
		13. *A. filiformis*			pg	pg	PG	PG	PG	P		p							
Megista		14. *A. maxima* subsp. *turczaninowii*					PG	PG	PG	p		p							

ней секции *Andraspis*. *A. ochotensis* и *A. constancei*, относившиеся во «Флоре СССР» к подсекции *Aretia* секции *Chamaejasme*, сейчас включаются в особую секцию *Douglasia* (Lindl.) Wendelbo (1961).

Секция *Samuelia* включает однолетники. У нас представлена видом *A. gmelinii*, содержащим гликозиды всех 3 групп: преобладают тетраозид олеаноловой кислоты и, что специфично для данной секции, триозид из II группы. Близкий вид из данной секции — *A. rotundifolia* Hardw. имеет 2n=20 (Kress, 1965). Благодаря почковидным длинночерешковым листьям и другим признакам секция хорошо обособлена морфологически.

Секция *Andraspis*, сейчас именуемая *Androsace* (Федоров, 1981), у нас представлена подсекцией *Haplorhiza*=*Androsace*. Это однолетники, содержащие гликозиды всех 3 групп: в их сумме характерно значительное число индивидуальных гликозидов олеаноловой кислоты и малое участие гликозидов I группы. От этих видов резко уклоняется только *A. filiformis*, совершенно не содержащий гликозидов олеаноловой кислоты и содержащий мало гликозидов II группы; этот вид по химическим особенностям почти идентичен таким видам секции *Chamaejasme*, как *A. bungeana*, но резко уклоняется от них по жизненной форме (однолетник) и морфологии; имеет число хромосом 2n=18—20 (Юрцев, Жукова, 1982; Дмитриева, 1986; Соколовская, Пробатова, 1986) и, по-видимому, заслуживает выделения в особую секцию. К секции *Androsace* по химическому составу очень близки относившиеся к секции *Chamaejasme A. ochotensis* и *A. triflora*. Кариосистематически виды секции *Androsace* неоднородны: у *A. lactiflora* и *A. septentrionalis* 2n=20, у *A. elongata* и *A. ochotensis* 2n=40 (Хромосомные числа. . ., 1969); *A. triflora* также имеет 2n=40 (Жукова и др., 1973).

Секция *Megista*. Исследована *A. maxima* subsp. *turczaninowii*, однолетнее растение. Содержит гликозиды I группы, следы гликозидов II группы. Несмотря на идентичность гликозидного состава имеющемуся в секции *Chamaejasme*, морфологическая и кариосистематическая обособленность (2n=40; Хромосомные числа. . ., 1969; Index. . ., 1981) позволяет считать правильным выделение этой секции. Сказанное подтверждается тем, что только для *A. maxima* получены совершенно определенные качественные реакции на дубильные вещества и антрахиноны. Обращает на себя внимание практически полное совпадение хроматограммы этого растения с таковой у *A. filiformis*.

Система и филогения рода *Androsace* в свете современных данных

С учетом сведений, изложенных в предыдущем разделе, виды и вышестоящие таксоны в пределах рода *Androsace* L. логичнее расположить по предлагаемой схеме (табл. 3). Соответственно всем приведенным данным систему рода можно представить следующим образом.

Androsace L. 1753, Sp. Pl. : 141

Sectio 1. *Chamaejasme* Koch. 1837, Syn. Fl. Germ. : 584; Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3 : 16; Knuth, 1905, in Engler, Pflanzenreich, 22 (IV, 237) : 180.

Многолетники, образующие дерновинки. Листья более или менее узкие, цельнокрайные. Тритерпеновые гликозиды почти исключительно представлены гликозидами примулагенина А с большим количеством сахаров в молекуле, включая глюкуроновую кислоту. 2n=20, реже (*A. villosa* s. l.). — 40, 72, 74.

Subsectio 1. *Villosae* (Hand.-Mazz.) Schischk. et Bobr. 1952, Fl. URSS, 18 : 221. — Ser. *Villosae* Hand.-Mazz. 1925—1927, in Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 15 : 278.

Дерновинки обычно рыхловатые. Листья с седоватым опушением. Соцветия на хорошо развитых стрелках, с 3—10 цветками. Для имеющихся гликозидов характерны соединения с 5 и более сахарами в молекуле. 2n=20, 40, 72, 74 (Соколовская-Стрелкова, 1948; Хромосомные числа. . ., 1969; Index. . ., 1973).

1. *A. sericea* Ovcz.; 2. *A. alaica* Ovcz. et Astan.; 3. *A. ovczinnikovii* Schischk. et Bobr.; 4. *A. caduca* Ovcz.; 5. *A. barbulata* Ovcz.; 6. *A. incana* Lam. (*A. villosa* L.

ТАБЛИЦА 3

Схема хроматографического распределения тритерпеновых гликозидов у видов рода *Androsace*, представленная в соответствии с современными данными

Секция	Подсекция	Вид	Характер тритерпеновых гликозидов по количеству сахарных остатков																
			гликозиды с количеством сахаров более 8				гликозиды с 6—8 сахарами			10 H пентаозид	9 G пентаозид	8 F тетраозид	7 E тетраозид	6 D_1 триозид	5 C_1 триозид	4 D биозид	3 C биозид	2 B монозид	1 A монозид
			17 P	16 O	15 N	14 M	13 L	12 K	11 I										
Chamaejasme	*Villosae*	1. *A. incana*	PG	PG	PG	PG	PG	PG	PG	p									
		2. *A. villosa* s. l.			pg	pg	pg	pg		p									
	Dasyphyllae	3. *A. pavlovskii*	PG	PG	PG	PG	PG	PG	PG	p									
	Chamaejasmoideae	4. *A. chamaejasme* s. l.			pg	pg	pg	pg	pg	p									
		5. *A. lehmanniana*			PG	PG	PG	PG	PG	p									
		6. *A. chamaejasme* subsp. *arctisibirica*					pg	PG		P	p								
Filiformes		7. *A. filiformis*			pg	pg	PG	PG	PG	P		p							
Megista		8. *A. maxima* subsp. *turczaninowii*					PG	PG	PG	p		p							
Douglasia		9. *A. ochotensis*					PG	PG		P	O	p	O						
Androsace	*Perennes*	10. *A. triflora*	PG	PG	PG	PG	PG	PG	PG	P	O	p	O	p					
	Androsace	11. *A. elongata*					PG	PG	pg	P	O	p	o	p					
		12. *A. lactiflora*			pg	pg	PG	PG	PG	P	O	p	O						
		13. *A. septentrionalis*			pg	pg	PG	PG	PG	P	O	p	O	p	o	p	o	p	o
Samuelia		14. *A. gmelinii*						PG	pg	P	o	p	O	P					

subsp. *incana* (Duby) Kuvajev); 7. *A. villosa* subsp. *taurica* (Ovcz.) Fed.; 8. *A. villosa* subsp. *koso-poljanskii* (Ovcz.) Fed.

Subsectio 2. *Dasyphyllae* Ovcz. ex Kuvajev subsect. nov. — Subsect. *Dasyphyllae* Ovcz. 1952, Fl. URSS, 18 : 227, descr. ross. — Caespituli densissimi ad pulvinatos. Folia saepe dense argenteo-pubescentia. Scapi abbreviati vel fere inevoluti, floribus 1—3.

Дерновинки очень плотные до подушкообразных. Листья часто густо серебристо-опушенные. Стрелки укороченные или почти неразвитые, с 1—3 цв. 2n=?

9. *A. dasyphylla* Bunge (typus sectionis); 10. *A. acrolasia* Ovcz. et Vved.; 11. *A. angrenica* Ovcz.; 12. *A. pavlovskii* Ovcz.[1]

Subsectio 3. *Chamaejasmoideae* (Hand.-Mazz.) Schischk. et Bobr. 1952, Fl. URSS, 18 : 229.

Дерновинки обычно рыхлые. Листья зеленые, голые, по краю реснитчатые. Стрелки умеренно высокие, с 3—8 цветками. В сумме имеющихся гликозидов преобладают соединения с 6—8 сахарами в молекуле, редко более. 2n=20 (Хромосомные числа. . ., 1969).

13. *A. chamaejasme* Wulf. subsp. *capitata* (Willd. ex Roem. et Schult.) Korobkov; 14. *A. chamaejasme* subsp. *arctisibirica* Korobkov (*A. bungeana* Schischk. et Bobr.); 15. *A. akbaitalensis* Derg.; 16. *A. olgae* Ovcz.; 17. *A. darvasica* Ovcz.; 18. *A. lehmanniana* Spreng. (*A. chamaejasme* auct., non Wulf.).

Sectio 2. Filiformes Kuvajev et Pirozhkova sect. nov. — Plantae annuae, rosula foliorum radicalium solitaria, petioli laminis oblongo-ovatis subaequilongi. Pedicelli scapis subaequilongi.

Однолетники с одиночной розеткой листьев на черешках, почти равных продолговато-яйцевидной пластинке. Цветоножки почти равные стрелке. В сумме имеющихся гликозидов преобладают соединения с примулагенином А, содержащим глюкуроновую кислоту, из гликозидов примулагенина без глюкуроновой кислоты только наиболее сложный гликозид — пентаозид; гликозиды олеаноловой кислоты полностью отсутствуют. 2n=18, 20.

19. *A. filiformis* Retz. (typus sectionis).

Sectio 3. *Megista* Schlecht. 1856, Bot. Zeit. 14 : 524.

Однолетники. Листья довольно крупные, сидячие, суженные к основанию, вверху мелкозубчатые. Прицветники крупные. Чашечка при плодах сильно разрастающаяся. В сумме имеющихся гликозидов есть соединения примулагенина А, содержащие глюкуроновую кислоту, и следы гликозидов без нее; гликозиды олеаноловой кислоты полностью отсутствуют. 2n=40, 58, 60 (Хромосомные числа. . ., 1969; Index. . ., 1973).

20. *A. maxima* L. subsp. *turczaninowii* (Freyn) Fed. с var. *grandiflora* Bunge; 21. *A. maxima* subsp. *caucasica* (Kusn.) Fed.

Sectio 4. *Douglasia* (Lindl.) Wendelbo, 1961, Acta Univ. Berg. . ., Ser. Mat.-Naturv., 19 : 27. — Subsect. *Aretia* (L.) Schischk. et Bobr. 1952, Fl. URSS, 18 : 233, excl. basionymo.

Густодернистые, подушкообразные многолетники. Листья густые, мелкие, отогнутые книзу. Цветки одиночные, сидячие или на коротких цветоножках, заканчивающих побег или выходящих из пазух листьев. Содержат гликозиды всех 3 групп. 2n=38—40, хромосомы мелкие, отличные от прочих видов рода *Androsace* (Kress, 1965; Хромосомные числа. . ., 1969; Index. . ., 1973).

22. *A. ochotensis* Willd. ex Roem. et Schult.; 23. *A. constancei* Wendelbo.

Sectio 5. Pseudodouglasia Ovcz. ex Kuvajev sect. nov. — Sect. *Pseudodouglasia* Ovcz. 1952, Fl. URSS, 18 : 234, descr. ross. — Sect. *Aretia* auct. p. p. non Koch. — Calyx fere ad basin dissecta.

Многолетники. Стебли колончатые, черепитчато олиственные, сжатые в очень плотные подушки. Чашечка рассечена почти до основания. 2n=?

24. *A. bryomorpha* Lipsky (typus sectionis).

---

[1] Автор вида П. Н. Овчинников (1954) помещает *A. pavlovskii* в одну серию с *A. caduca*, что соответствует подсекции *Villosae* во «Флоре СССР», но признаки его всего ближе к *A. angrenica*, входящей в подсекцию *Dasyphyllae*.

Несмотря на сильную морфологическую обособленность, попытки выделить *A. bryomorpha* в род *Dionysia* (Овчинников, 1955) не были поддержаны: специально исследовавшая это растение Л. А. Смольянинова (1957) по совокупности признаков оставила его в роде *Androsace*. Исследовать *A. bryomorpha* химически не представилось возможным: это редчайшее растение, известное пока только из одного пункта (ущелье Одуди в бассейне р. Язгулем), занесено в «Красную книгу СССР» (1978, 1984).

Sectio 6. *Androsace*. — Sect. *Andraspis* Duby, 1828, Bot. Gall. 1 : 382, p. p.

Одно- и двулетники, редко многолетники, чаще с одиночной прикорневой розеткой. Листья сидячие или на черешках короче пластинки. Содержат гликозиды всех 3 групп, из которых в значительных количествах имеются гликозиды олеаноловой кислоты, а гликозиды примулагенина А с глюкуроновой кислотой обычно представлены сравнительно слабо. 2n=20, реже 40 (48).

Subsectio 1. Perennes Kuvajev et Pirozhkova subsest. nov. — Plantae perennes, arcticae vel hypoarcticae. Rosulae foliorum in pulvinum laxiusculum congestae. Scapae breves, umbellis 2—3 (rarius 4)=floriso Flores magni, saepius flavi.

Арктические и гипоарктические многолетники. Розетки листьев скучены в рыхловатую подушку. Цветки крупные, чаще желтые, по 2—3 (4) в зонтиках на небольших стрелках. В сумме имеющихся гликозидов есть сложные соединения всех 3 групп; в отличие от других подсекций данной секции преобладают гликозиды примулагенина А, содержащие глюкуроновую кислоту. 2n=40, 48 (Юрцев, Жукова, 1972; Крогулевич, Ростовцева, 1984; Index. . ., 1973).

25. *A. triflora* Adam (typus subsectionis); 26. *A. gorodkovii* Ovcz. et Karav.; 27. *A. semiperennis* Jurtz.

Subsectio 2. Oreades Schischk. et Bobr. ex Kuvajev subsect. nov. — Subsect. *Oreades* Schischk. et Bobr. 1952, Fl. URSS, 18 : 236, descr. ross. — Plantae biennes, satis elatae. Folia relative magna, sessilia, dentata. Flores magni.

Довольно рослые двулетники. Листья относительно крупные, сидячие, зубчатые. Цветки крупные. Обитают в высокогорьях Кавказа. 2n=20, 40 (Хромосомные числа. . ., 1969; Index. . ., 1973).

28. *A. albana* Stev.; 29. *A. bidentata* C. Koch; 30. *A. armeniaca* Duby; 31. *A. macrantha* Boiss. et Huet; 32. *A. intermedia* Ledeb.; 33. *A. raddeana* Somm. et Levier.

Subsectio 3. *Androsace*. — Subsect. *Haplorhiza* (Ledeb.) Schischk. et Bobr. 1952, Fl. URSS, 18 : 239.

Однолетники почти всегда с очень широким ареалом. Листья сидячие, суженные к основанию, зубчатые, как правило, в одиночной розетке. Стрелки чаще высокие. В сумме имеющихся гликозидов многочисленны соединения всех 3 групп с количеством сахаров в молекуле не более 8, т. е. гликозидный состав близок к subsect. *Perennes*, но поскольку это однолетники, гликозидов не успевает накопиться так много и из них не успевают сформироваться соединения столь сложного состава. 2n=20 (*A. elongata* — 40, Löve A., Löve D., 1961).

34. *A. elongata* L.; 35. *A. lactiflora* Pall.; 36. *A. fedtschenkoi* Ovcz.; 37. *A. septentrionalis* L.; 38. *A. exscapa* (Turcz.) Maximova.

Sectio 7. *Samuelia* Schlecht. 1856, Bot. Zeit. 14 : 504.

Азиатские однолетники с длинночерешковыми сердцевидно-почковидными листьями в одиночной розетке. Стрелки неравновеликие. Цветки мелкие. В сумме имеющихся гликозидов есть соединения всех 3 групп с числом сахаров в молекуле не более 8. 2n=18, 20 (Kress, 1965; Index. . ., 1973).

39. *A. umbellata* (Lour.) Merr.; 40. *A. gmelinii* (Gaertn.) Roem. et Schult.

Полученные данные еще недостаточны для твердых заключений о филогении рода. Здесь могут быть высказаны лишь некоторые предположения. Исходными принципами для нас были: 1) многолетние травы анцестральны по отношению к дву- и однолетним (Тахтаджян, 1966 : 45); 2) более подвинутым формам обычно свойственно меньшее число хромосом (Скворцов, 1974); 3) у менее подвинутых представителей рода *Androsace* преобладают тритерпеновые гликозиды с глюкуроновой кислотой, к которой присоединяется готовая цепочка олигосахаридов, могущая быть обнаруженной в свободном виде (Hegnauer, 1969); на высших этапах эволюции рода у его представителей выработалась способность синтезировать более простой по строению агликон — олеаноловую кислоту, удерживающую до 5 сахаров в молекуле; при этом сахара как бы нанизываются по одному к молекуле олеаноловой кислоты.

Наиболее архаичной можно считать секцию *Chamaejasme*, включающую многолетники, синтезирующие только гликозиды примулагенина А с большим количеством сахарных остатков, в том числе с глюкуроновой кислотой; виды этой секции имеют чаще первично низкое число хромосом (2n=20). Непосредственно с нею связана секция *Filiformes*, вид которой — *A. filiformis* — по составу тритерпеновых гликозидов чрезвычайно близок к такому представителю секции *Chamaejasme*, как *A. chamaejasme* subsp. *arctisibirica*. *A. filiformis* химически очень близок к вторично полиплоидной секции *Megista* и может расцениваться как связующее звено между секциями *Chamaejasme* и *Megista*, хотя его набор хромосом (2n=18, 20) близок к таковому первой секции.

Через вторично полиплоидный *A. villosa* s. l. (2n=72—74) секция *Chamaejasme* связана с секцией *Douglasia* (2n=38—40): состав гликозидов у *A. villosa* s. l. и у испытанного представителя секции *Douglasia* — *A. ochotensis* — сравнительно близок. Что же до *A. bryomorpha*, то, судя по морфологическим признакам, он представляет развившийся в условиях южных высокогорий сильно уклонившийся дериват от предковых форм, общих с северной секцией *Douglasia*.

Основным направлением развития, видимо, надо считать линию, идущую от секции *Chamaejasme* к секции *Androsace*. Ее более примитивные представители — многолетники подсекции *Perennes* и однолетник *A. elongata* из подсекции *Androsace* — по набору хромосом (2n=40) и тритерпеновых гликозидов, включающих представителей всех 3 групп, очень близки к *A. ochotensis*. Наиболее типичные представители секции *Androsace* — *A. lactiflora*, *A. septentrionalis* — вторично малохромосомные виды (2n=20) с максимальным по численности набором тритерпеновых гликозидов, включающим гликозиды олеаноловой кислоты. По-видимому, секция *Androsace* наиболее подвинутая в системе рода. Дериватами ее 20-хромосомных видов, сформировавшимися в условиях более влажных обитаний юго-восточной Азии, можно считать однолетники секции *Samuelia*, набор гликозидов у которых также включает все 3 группы. Описанные отношения графически представлены на схеме.

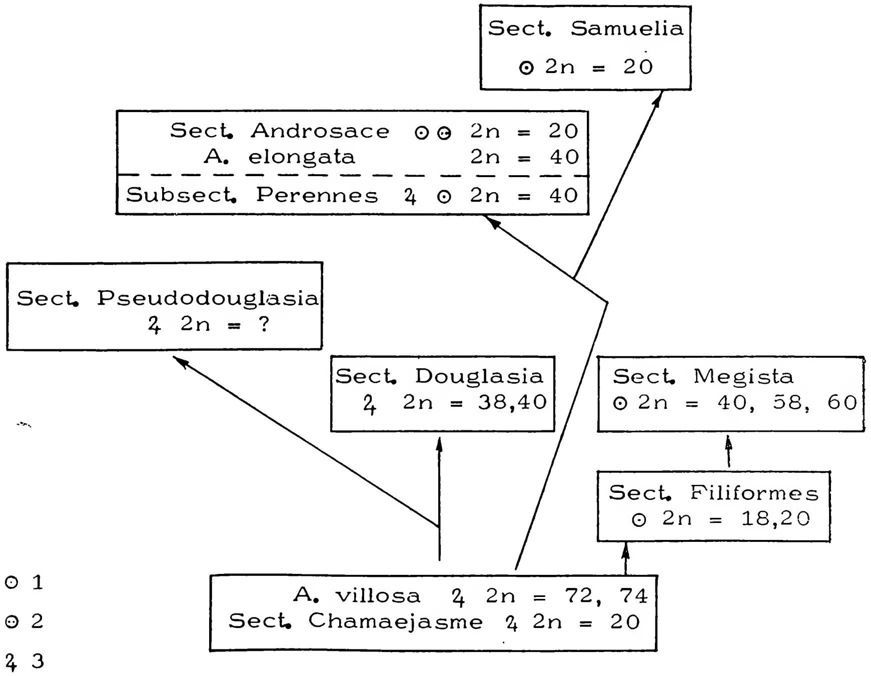


Схема предполагаемых филогенетических отношений в роде *Androsace*.

1 — однолетники, *2* — двулетники, *3* — многолетники.

Приносим признательность всем, кто предоставил гербарные материалы и сырье для исследования, а также С. К. Черепанову, А. К. Скворцову, А. А. Коробкову и М. Л. Шелгуновой за помощь в подготовке статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Алимбаева П. К., *Мухамедзиев М. М.* К характеристике сапониноносных растений сем. *Primulaceae*, произрастающих в Киргизии. — Раст. ресурсы, 1969, т. 5, вып. 3, с. 380—385. — *Баньковский А. И.*, *Зарубина М. П.*, *Сергеева А. А.* Исследование растений, применяемых в народной медицине, на содержание алкалоидов. — Тр. ВИЛАР, 1947, вып. 9, с. 119—179. — *Бауэр К.* Анализ органических соединений. М.: Изд-во иностр. лит., 1953. 432 с. — *Дмитриева С. А.* Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений из Белоруссии. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 8, с. 1145—1147. — *Жукова П. Г.*, *Петровский В. В.*, *Плиева Т. В.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов Сибири и Дальнего Востока. Бот. журн., 1973, т. 58, № 9, с. 1331—1342. — *Захаров А. М.*, *Пакалн Д. А.*, *Захарова О. И.*, *Боряев К. И.* Содержание тритерпеновых гликозидов в некоторых видах сем. *Primulaceae* флоры Средней Азии и Кавказа. — Раст. ресурсы, 1974, т. 10, вып. 3, с. 375—379. — *Караваев М. Н.* Новые виды якутской флоры. — Бот. мат. (Ленинград), 1957, т. 18, с. 7—12. — *Коробков А. А.* Сем. *Primulaceae* Vent. — Первоцветные. — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. 8. Л.: Наука, 1980, с. 160—192. — *Красная* книга СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 460 с.; 2-е изд., 1984. 478 с. — *Краснов Е. А.*, *Куваев В. Б.*, *Хоружая Т. Г.* Хемосистематическое исследование видов *Rhodiola* L. — Раст. ресурсы, 1978, т. 14, вып. 2, с. 153—160. — *Крогулевич Р. Е.*, *Ростовцева Т. С.* Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1984. 287 с. — *Куваев В. Б.*, *Глызин В. И.*, *Глызина Г. С.*, *Баньковский А. И.* Перспективы поисков мангиферина в отечественной флоре. — Раст. ресурсы, 1972, т. 8, вып. 3, с. 367—371. — *Куваев В. Б.*, *Юхананов Д. Х.* К систематике секции *Oligosperma* Schischk. рода *Acanthophyllum* C. A. Mey. во флоре СССР. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1976, т. 81, вып. 1, с. 88—98. — *Кузнецов Н. И.* Несколько слов по поводу варьирования *Androsace maxima* L. — Тр. Бот. сада Юрьевск. ун-та, 1901 (1902), т. 2, вып. 4, с. 232—233. — *Кузнецова Г. А.* Природные кумарины и фурокумарины. Л.: Наука, 1967. 247 с. — *Лазурьевский Г. В.*, *Терентьева И. В.*, *Шамшурин А. А.* Практические работы по химии природных соединений. 2-е изд. М.: Высш. шк., 1966. 335 с. — *Максимова М. И.* О флоре Медвежьих островов (северо-восточная Сибирь). — Нов. сист. высш. раст., 1975, т. 12, с. 264—271. — *Овчинников П. Н.* Новые виды рода *Androsace* из Туркестана. II.— Изв. ГБС АН СССР, 1928, т. 27, с. 451—454. — *Овчинников П. Н.* Критические заметки по флоре Таджикистана. — Изв. АН ТаджССР. Отд. ест. наук, 1954, № 6, с. 65—69. — *Овчинников П. Н.* Критические замечания об «*Androsace bryomorpha* Lipsky». — Бот. мат. (Ленинград), 1955, т. 17, с. 324—327. — *Овчинников П. Н.*, *Астанова С. Б.* Род проломник — *Androsace* L. — В кн.: Флора ТаджССР. Т. 7. Л.: Наука, 1984, т. 242—252, 523. — *Пирожкова Н. М.* Исследование рода проломник *Androsace* L.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 1983. 19 с. — *Пирожкова Н. М.*, *Краснов Е. А.*, *Кинтя П. К.* Тритерпеновые гликозиды *Androsace septentrionalis*. I. — Химия прир. соед., 1980а, с. 846—847. — *Пирожкова Н. М.*, *Краснов Е. А.*, *Куваев В. Б.*, *Васильев Н. В.*, *Горшкова Е. К.* Фармакологическая оценка *Androsace septentrionalis* L. — Раст. ресурсы, 1980б, т. 16, вып. 1, с. 129—133.— *Рыбалко К. С.*, *Перельсон М. Е.*, *Шретер А. И.* и др. Предварительная оценка растений семейства сложноцветных на содержание сесквитерпеновых лактонов. — Аптечн. дело, 1965, т. 5, с. 37. — *Самарин В. П.* Итоги обследования флоры сосудистых Якутии на содержание сапонинов. — Уч. зап. ЯГУ. Сер. биол. и хим. наук, 1965, вып. 15, с. 15—38. — *Скворцов А. К.* Избыточность генетической информации и эволюционный процесс. — Природа, 1974, № 8, с. 26—29. — *Слепцова Л. В.* Обследование флоры Якутской АССР и некоторых районов Иркутской области на содержание сапонинов. — Уч. зап. ЯГУ, 1971, вып. 18, с. 5—16. — *Смольянинова Л. А.* О виде *Androsace bryomorpha* Lipsky. — Бот. мат. (Ленинград), 1957, т. 18, с. 173—178. — *Соколовская А. П.*, *Пробатова Н. С.* Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asteraceae*, *Iridaceae*, *Poaceae*, *Primulaceae*, *Violaceae* с Дальнего Востока СССР. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 10, с. 1423—1425. — *Сурина Л. Н.*, *Агарков В. А.*, *Пушкарь В. Г.*, *Плеханова Л. Ф.* Распространение и некоторые фармакологические свойства проломника северного. — Раст. ресурсы, 1971, т. 7, вып. 3, с. 410—414. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А. Л.*, *Федоров Ан. А.* Флора Еревана. 2-е изд. Л.: Наука, 1972. 393 с. — *Федоров Ан. А.* *Primulaceae* Vent. — Первоцветные. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 5. Л.: Наука, 1981, с. 63—87. — *Хроматография* в тонких слоях. М.: Мир, 1965. 508 с. — *Хромосомные* числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 927 с. — *Черникова З. В.* Сапониноносные растения Сибири и свойства их сапонинов. — Нов. лек. раст. Сибири, их леч. препараты и применение. Вып. 3. Новосибирск: ЗСФ АН СССР, 1949, с. 41—67. — *Шишкин Б. К.*, *Бобров Е. Г.* Род Проломник — *Androsace* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 18. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 217—242. — *Шухободский Б. А.*, *Маркова Л. П.*, *Кузьмина Л. В.* и др. Обследование растений флоры Северо-Запада РСФСР на содержание флавоноидов, кумаринов, проазуленов и других физиологически активных соединений. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 5, Растит. сырье, 1972, вып. 16, с. 117—135. — *Юрцев Б. А.* О новых видах растений с Чукотки. — Нов. сист. высш. раст., 1970, т. 6, с. 302—320. — *Юрцев Б. А.*, *Жукова П. Г.* Цитотаксономическая характеристика эндемичных растений горного Северо-Востока Азии. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 1, с. 50—64. — *De Candolle`A. P.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Vol. 8. Parisiis: Fortin; Masson et Soc., 1844. 684 p. — *Favarger C.* Contribution á l'étude cytologique des genres *Androsace* et *Gregoria.* — Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel, 1958, Bd 33, c. 59—80. — *Favarger C.* Notes de caryologie alpine. IV. — Bul. Soc. Neuchatel Sci. Nat., 1965, vol. 88, p. 5—60. — *Fontan-Candela J. L.* Estudios sobre saponinas. 5. Método analitico diferencial de saponinas esteroidicas y triterpénicas. — An. Real Soc. española Fis. Quim., 1954, B 50, N 4, p. 441—444. — *Hegnauer R.* Chemotaxonomie der Pflanzen. Bd 5. Basel; Stuttgart: Birkhäuser, 1969. 506 S. — *Hegnauer R.* Pflanzenstoffe und Pflanzensystematik. — Naturwiss, 1971, Bd 58, N 12, S. 585—598. — *Index* to plant chromosome numbers, 1967—1971. Utrecht, 1973. 539 p.; 1975—1978. Michigan, 1981. 553 p. — *Kress A.* Zytotaxonomische Untersuchungen an den *Androsace*—Sippen der Sektion *Aretia* (L.) Koch. — Ber. Bayer. Bot. Ges., 1963, Bd 36, S. 33—39. — *Kress A.* Zur Zytotaxonomie der *Androsace—Vitaliana—Douglasia* — Verwandtschaft.— Mitt. Bot. Staatsamml. München, Bd 5, Okt. 1965, S. 653—674. — *Ledebour C. F.* Flora rossica. Vol. 3. Stuttgartiae, 1847—1849. 492 p.— *Linneus C.* Species plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p. — *Löve A., Löve D.* Chromosome numbers of central and northwest European plant species. — Opera Bot. (Lund), 1961, vol. 5. 581 p. — *Pax F. Primulaceae.* — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. 4, Abt. 1. Leipzig: Engelmann, 1891, S. 98—116. — *Sokolow W. S., Surina L. N. Androsace septentrionalis* — eine Heilpflanze der Volksmedizin in Sibirien. — Planta med., 1975, Bd 27, Hf 3, S. 262—263. — *Stuessy T. S., Crawford D. J.* Flavonoids and phylogenetic reconstruction. — Plant Syst. Evol., 1983, vol. 143, N 1—2, p. 83—107. — *Tétényi P.* Infraspecific chemical taxa of medicinal plants. Budapest: Akad. Kiadó, 1970. 225 p. — *Wendelbo P.* Studies in *Primulaceae.* III. On the genera related to *Primula* with special reference to their pollen morphology. — Acta Univ. Berg. Ser. Mat.-Naturv., 1961, vol. 19. 27 p.

Всесоюзный научно-исследовательский институт
лекарственных растений,
Москва,
Томская опытная станция СО ВАСХНИЛ,
Томск, Богашово.

Получено 5 III 1985.

УДК 582.635.5

Бот. журн., т. 72, № 7

И. А. Грудзинская

К СИСТЕМАТИКЕ РОДА *GIRARDINIA* (*URTICACEAE*)

I. A. GRUDZINSKAYA. ON THE SYSTEMATICS OF THE GENUS *GIRARDINIA* (*URTICACEAE*)

Новая система рода *Girardinia*, предложенная I. Friis, включает лишь 2 вида. Вид *G. diversifolia* понимается очень широко и объединяет несколько географических рас. Представителем одной из них является описываемый в статье новый вид *G. septentrionalis*, распространенный на советском Дальнем Востоке, в Северной Корее и Северном Китае. Этот наиболее северный вид рода с обособленным ареалом был известен ранее под неправильным названием *G. cuspidata*, относящимся к роду *Laportea* (=*Laportea cuspidata*).

При подготовке материала по сем. *Urticaceae* для многотомного издания «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» мы столкнулись с ошибочным представлением о статусе единственного вида рода *Girardinia* Gaudich., распространенного в пределах СССР.

Как известно, род *Girardinia* был описан в 1830 г. C. Gaudichaud-Beaupré. В 1855 г. C. Blume привел уже 7 видов жирардиний, монограф рода H. Weddell в 1856—1857 гг. отметил 6 видов и в 1869 г. — 7 видов, включая и описанный новый вид из окр. Пекина — *G. cuspidata* Wedd. Это название до сих пор применяют к виду рода *Girardinia*, распространенному на Дальнем Востоке.

В 1981 г. I. Friis установил, что образцы, на основании которых описан *G. cuspidata*, принадлежат роду *Laportea* Gaudich. Он обнаружил также сходство рассматриваемого вида с *L. macrostachya* (Maxim.) Ohwi, основанном на *Sceptrocnide macrostachya* Maxim., и объединил их в один вид. Учитывая приоритетность названий, Friis, дал новую комбинацию — *L. cuspidata* (Wedd.) Friis. Как и следовало ожидать, в синонимы к этому виду он поставил *L. macrostachya* и *S. macrostachya*. Однако Friis (1981) не учел, что еще с прошлого века многие систематики (Maximowicz, 1877; Комаров, 1903; Ярмоленко, 1936; Воробьев, 1966; китайские ботаники в «Iconographia Cormophytorum sinicorum, 1972, и др.) под названием *G. cuspidata* понимали только вид рода *Girardinia*, распространенный на советском Дальнем Востоке, в Северной Корее и Северном Китае. Friis (1981), например, рассматривал *G. cuspidata* в понимании авторов «Флоры СССР» как синоним *Laportea cuspidata*, и с этим согласиться нельзя. Растения с признаками *L. cuspidata* в СССР не отмечены, распространенный же на советском Дальнем Востоке в Южном Приморье вид, известный под названием *G. cuspidata*, несомненно принадлежит роду *Girardinia*. Это полностью подтверждают приведенный во «Флоре СССР» диагноз вида (Ярмоленко, 1936 : 395), гербарные образцы растений из Южного Приморья (LE) и живые растения, встреченные нами в этом районе. *G. cuspidata* приводится и в дальневосточных «Флорах» и «Определителях». Характеристика *G. cuspidata*, данная Д. П. Воробьевым в «Определителе растений Приморья и Приамурья» (1966), не оставляет никаких сомнений в принадлежности этого вида к роду *Girardinia*. Это показывает и рисунок дальневосточной *G. cuspidata* в книге С. С. Харкевича и Н. Н. Качуры (1981, рис. 134).

Рассматриваемый вид жирардинии неоднократно коллекционировали и за пределами СССР. В Китае в районах, близких к Пекину, его собирали в 1847 г. в горах Инь-Шань (коллектор не указан), в окр. Пекина (С. И. Базилевский в 1852 г.), в Пекине (Бретшнайдер, 1877 г.), в провинции Хэбэй (Liu, 1950 г.) и других местах (все перечисленные образцы хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) в секторе Центральной и Восточной Азии).

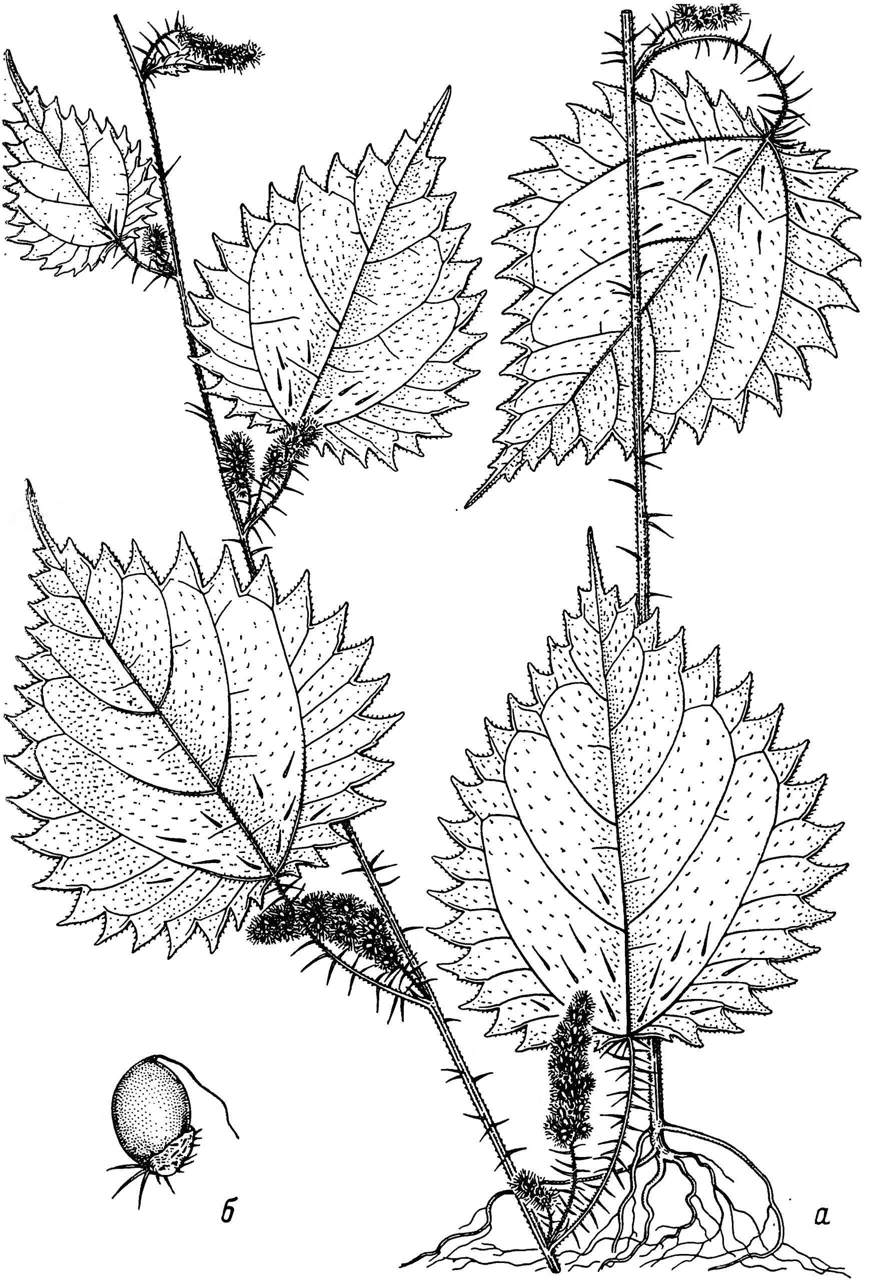
К. И. Максимович (Maximowicz, 1877) четко отличал *G. cuspidata* (как вид жирардинии) от описанного им *Sceptrocnide macrostachya* (=*Laportea cuspidata*). В. Л. Комаров (1903) во «Флоре Маньчжурии» указывал, что *G. cuspidata* распространена в «Provincia Mucdenensi et in Korea septentrionali». Собранные им гербарные образцы *G. cuspidata* в южных районах Маньчжурии и в Северной Корее убедительно доказывают, что этот вид принадлежит роду жирардиния. Наконец, китайские ботаники в работе «Iconographia cormophytorum sinicorum» (1972) представили рисунок *Sceptrocnide macrostachya* (=*L. cuspidata*) (рис. 1012) и резко отличающееся от него изображение *G. cuspidata* (рис. 1014), соответствующее виду рода жирардиния.

Таким образом, совершенно очевидно, что под одним названием *G. cuspidata* некоторые исследователи понимали вид рода *Laportea*, другие — вид рода *Girardinia*. В окр. Пекина произрастают оба вида, что и могло послужить источником ошибки.

В настоящее время часть *G. cuspidata*, относящаяся к роду *Laportea*, имеет законное название *L. cuspidata* (Wedd.) Friss. По данным W. Chew (1969), этот вид (как *L. macrostachya*) распространен в Японии, Восточном и Юго-Восточном Китае и Бирме. Что же касается вида рода жирардиния, распространенного в Южном Приморье, Северном Китае и Северной Корее, то он и сейчас, вопреки номенклатурным правилам, называется *G. cuspidata*. Наши попытки найти название этому виду среди многочисленных синонимов *G. diversifolia*, приведенных у Friis (1981), не увенчались успехом. Судя по всему, рассматриваемый вид до сих пор не был описан. Мы описываем его здесь в качестве самостоятельного под названием *G. septentrionalis*.

Girardinia septentrionalis Grudz. sp. nov. — G. cuspidata auct. non Wedd., Комаров, 1903, Тр. Петерб. бот. сада, 22, 1 (Фл. Маньчж. 2, 1) : 98, Ярмоленко, 1936, Фл. СССР, 5 : 395; Воробьев, 1966, Опред. раст. Приморья и Приамурья : 161; anon 1972, Iconographia Cormophytorum Sinicorum, 1 : fig. 1014.

Planta annua, 30—40 (150) cm alta, caules, appresse pilosi et pilis solitariis urentibus (ad 7 mm lg) armati. Folia integra (nonnumquam foliis 1—3 supermis trilobatis), ovata vel ovato-orbiculata, pertenuia, 12—15 (25) cm lg, 11—14 (25) cm lt, supra cystolithis albidis punctatis et pilis appressis instructa, subtus appresse pilosa, margine grosse repando-dentata, numero dentium in lamina 26—35 (38); petioli 5—7 (13) cm lg, dense pubescentes, pilis solitariis longis urentibus armati. Stipulae caducae, intraaxillares, connate, oblongo-lanceolatae, 7—9 mm lg, paleaceae, bicarinatae. Inflorescentiae axillares, apiciformes, 1—3 cm lg, post anthesin accrescentes, mascula et femineae in eadem axilla folii dispositae. Flores



Girardinia septentrionalis (типовой гербарный образец, LE).
а — общий вид, *б* — плод с околоцветником.

masculi 4 (5)-meri, filamenta brevia, rudimentum gynoecei ad basin angustatam, supra cum marginatione anuliformi. Axes inflorescentiarum feminearum applanati, appresse pilosi, pilis numerosis longis urentibus armati; flores feminei sessiles, perigonium bipartitum, lacinia lata crassiuscula, viridis, 1—2 mm lg., fructifera carnosa, longitudinaliter curvata, paleaceo-marginata, lacinia angusta vix distincta, decolorata, non raro complete reducta. Ovarium planum, asymmetricum, stigma filiforme, caducum. Fructus complanati, suborbiculares, 2—3 mm lg, ad faciem punctulati, saepe cystolithis marginati. (Fig.).

Typus: Statio Gorno-taezhnaya, in schistosis in declive australi ad fl. Kamenka, 28 IX 1935. D Vorobiev (LE).

Affinitas. A speciebus ceteris omnibus generis foliis pertenuibus in-

tegris grosse repando-dentatis, numero dentium in lamina minore, ad 35 (38) et pilis urentibus longis (ad 7 (8) mm lg) bene differt.

Habitat inter lapides, in rupium fissuris sub silvae velario.

Distributio. Oriens Extremus sovieticus (in parte maxime australi), Sina borealis (prov. Hopeh, Chili), Korea septentrionalis.

Однолетнее растение 30—40 (150) см выс., стебли прижатоволосистые, с отдельными стрекательными волосками до 7 (8) мм дл. Листья цельные (иногда 1—3 верхних 3-лопастные), яйцевидные или яйцевидно-округлые, очень тонкие, 12—15 (25) см дл., 11—14 (25) см шир., сверху с точечными беловатыми цистолитами и прижатыми волосками, снизу прижатоволосистые, по краю крупновыемчато-зубчатые, число зубцов на пластинке 26—35 (38); черешки 5—7 (13) см дл., густоопушенные, с отдельными длинными стрекательными волосками. Прилистники опадающие, внутрипазушные, сросшиеся, продолговато-ланцетные, 7—9 мм дл., пленчатые, с двумя тонкими килями. Соцветия пазушные, колосовидные, 1—3 см дл., после цветения удлиняющиеся, мужское и женские располагаются в пазухе одного листа. Мужские цветки 4 (5)-членные, нити тычинок короткие, рудимент гинецея к основанию суженный, сверху с кольцевидным окаймлением. Оси женских соцветий плоские, прижатоволосистые, покрыты многочисленными длинными стрекательными волосками. Женские цветки сидячие, околоцветник 2-членный, широкая доля его толстоватая, зеленая, 1—2 мм дл., при плодах мясистая, вдоль согнутая, с пленчатым окаймлением, узкая доля едва заметная, бесцветная, иногда полностью редуцирована. Завязь плоская асимметричная, рыльце нитевидное, опадающее. Плоды сплюснутые, почти округлые, 2—3 мм дл., по поверхности мелкоточечные, нередко окаймленные цистолитами (см. рисунок).

Тип: Горно-таежная станция, каменистые россыпи на южном склоне к р. Каменке, 28 IX 1935, Д. Воробьев (LE).

Паратипы: (Уссурийский р-н). Уссурийский заповедник, верховья р. Супутинки, скалы по солонцовому ключу, 17 X 1933, № 256, 266, А. М. Скибинская; крупнокаменистая осыпь у подножия стены скал в верховье солонцового ключа 17 VIII 1935, В. Комаров; стены скал по долине р. Супутинки, 18 VIII 1935, он же; солонцовый ключ, каменистая россыпь 23 VIII 1953, № 7047, В. Н. Ворошилов; Турова падь, скалы, 20 X 1975, Т. Безделева. (Хасанский р-н). Заповедник «Кедровая падь», россыпи в дубняке на южном склоне, выше конторы заповедника, 25 IX 1949, 9 IX 1953, 10 X 1960, Д. П. Воробьев; близ ст. Приморская, на камнях, 12 IX 1958, № 9167, В. Н. Ворошилов; гора Барабаша, сырые скалы в широколиственном лесу, 2 VII 1962, Г. Э. Куренцова, Валова; долина р. Монгутай, окр. горы Барабаша, правый берег, 28 VIII 1968, М. и Р. Пименовы, юго-зап. склон, на влажных камнях, 4 IX 1971, Н. Пробатова; лесистый склон левого берега р. Кедровки, 5 IX 1972, А. Д. Попкова; ст. Приморская, южный склон Геккелевского хребта, 10 X 1977, В. В. Макаров; Геккелевский хребет, на каменистой россыпи, 26 VIII 1979; гора Синий Утес, хвойно-широколиственный лес, каменистая россыпь, 28 VIII 1981, Е. Коркишко; Морской заповедник, мыс Острена, каменистые россыпи, 24 VII 1980, Е. Коркишко; Надеждинский р-н, 8—9 км от пос. Нежино по левому берегу р. Сандуги, 28 VIII 1955, П. Г. Горовой, Н. Н. Гурзенков; от пос. Нежино 12 км выше по течению р. Сандуги, в долине, 18 IX 1965, П. Г. Горовой, Н. Н. Гурзенков. Владивостокский р-н, долина р. Сандуги, близ с. Горная, 23 IX 1958, № 9267, В. Н. Ворошилов; Большой Шуфан, 4—5 км ниже устья Малого Шуфана, каменистые развалы в дубовом лесу, на левом берегу, 28 VIII 1948, Д. П. Воробьев. Korea septentrionalis. Fl. Jalu, vallis Czan-dschin-gan, 9 VIII 1897, N 515, W. L. Komarov; ad ripas fl. Czan-dschin-gan non procul ab ostio, in lapidosis, 10 VIII 1897, idem, in lapidosis silvae quercinae, vallis fl. Czaschin gan supra opp. Cza-schin, 28 VIII 1897, idem. Северная Корея. Долина р. Ялу между устьем р. Чашин-ган и Мао-элишаном, лесистые и скалистые склоны левого Корейского берега, 31 VIII 1897, В. Комаров. China borealis. Flora Mandschurica flumen Jalu-Dsian, prov. Mukdenensis et regio venatorum. Ad pagum Schi-si-dagou, 11 VII 1897, V. L. Komarov; China borealis, (Инь-Шань), 1847, sine coll.; Китай: пров. Чжили, окр. Пекина, горы Похуашань, Шань-Фан-Шань, 12 IX 1852, С. И. Базилевский. Flora Pekinensis, Pakio-sze;

VIII 1877, N 680, 7 IX 1877, N 681, Bretschneider; Peking, Zane-Zanephan?, 20 IX 1885, N 118, Bullock?; Hopei, Nai-Chiu-hsien, 21 IX 1950, N 13834, Y. Liu.

Родство. От остальных видов рода отличается очень тонкими, цельными, крупновыемчато-зубчатыми листьями, меньшим числом зубцов (до 35—38) на пластинке листа и более длинными (до 7 (8) мм) стрекательными волосками.

Произрастает под пологом леса среди развалов камней в трещинах скал.

Распространение. Советский Дальний Восток (самая южная часть Приморья), Северный Китай (провинции Хэбэй, Гирин), Северная Корея.

Признание *G. septentrionalis* самостоятельным видом не укладывается в рамки новейшей системы рода, предложенной в работе Friis (1981). Этот автор свел число видов в роде *Girardinia* к двум: 1) *G. bullosa* — восточноафриканский вид, легко отграничиваемый по строению околоцветника и двойной зубчатости края листа, и 2) *G. diversifolia*, включивший в качестве синонимов все остальные виды рода. Его ареал, по данным Friis (1981), простирается от Западной Африки до Северного Китая и Северной Кореи через всю тропическую Африку, Мадагаскар, Индию, Шри Ланку, Гималаи и Тибет, Индокитай, острова Индонезии, Тайвань, Южный и Восточный Китай. На протяжении этого огромного ареала, охватывающего 9 флористических областей и проходящего через разные климатические зоны и высотные пояса, таксон обнаруживает значительную полиморфность. Этого следовало ожидать, поскольку *G. diversifolia* включает, вероятно, несколько географических рас, разграничить которые можно только по совокупности признаков. Используя сочетание признаков листа (включая и характер зубчатости) с особенностями строения репродуктивных органов, в том числе и особенностями строения соцветий, можно обособить по крайней мере несколько географических рас. Одной из них и является *G. septentrionalis.*

Полиморфность *G. diversifolia* подчеркивает и Friis, отмечая значительную изменчивость формы (рассеченности) пластинки листа у данного вида. Он иллюстрирует это 22 образцами листьев *G. diversifolia*, взятых у растений из разных частей ареала (Friis, 1981, fig. 4). На его рисунке представлены цельные листья (образцы 1, 2, 4) и листья с разной степенью рассеченности пластинки (образцы 3, 5—22). Образец 1, собранный в Китае в горах западнее Пекина (Bretschneider, N 1957), соответствует листьям описанного нами *G. septentrionalis.* Этот образец представлен цельным, крупновыемчато-зубчатым листом. От других цельнолистных образцов он отличается характером зубчатости и небольшим числом зубцов (28). Близкий к нему по размеру цельнолистный образец 4 из Восточной Африки (Tweedie, N 2240) отличается формой зубцов и значительно бо́льшим числом их на пластинке (50). Примерно такое же число зубцов и у несравненно меньшего по размерам образца из Гималаев. Все другие образцы листьев *G. diversifolia*, представленные на рис. 4, отличаются от пекинского образца рассеченностью пластинки и бо́льшим числом зубцов. Friis (1981), анализируя свой рисунок, рассматривает в одной группе пекинский лист (образец 1) и мелкозубчатые листья: 3-лопастный образец 3 из Индии (Madras Herbarium, N 49509) и 5-лопастный образец 5 с о. Ява (Junghuhu s. n.). По какому принципу составлена эта группа, остается неясным. На основании анализа этого же рисунка мы считаем возможным обособить пекинский образец 1 (=*G. septentrionalis*) от остальных образцов листьев по совокупности 3 признаков: цельнолистной пластинки, крупновыемчато-зубчатого края ее и сравнительно небольшого числа зубцов. Наличие этих признаков у *G. septentrionalis* подтвердило и изучение этого вида в природе в Южном Приморье, а также критический просмотр гербарного материала из Южного Приморья, Северного Китая и Северной Кореи. Цельнолистность характерна для всех изученных экземпляров *G. septentrionalis.* Большинство растений этого вида имеет только цельные листья, и лишь у некоторых экземпляров плодоносящие растения несут в верхней части стебля 1—3 трехлопастных листа. У всех представителей *G. septentrionalis* край листа крупновыемчато-зубчатый, длина наружной стороны зубца обычно равна 1 см, а у крупных листьев может достигать 2 см. Число зубцов на пластинке листа колеблется в зависимости от ее размеров в пределах от 26 до 35 и лишь у очень крупных листьев, достигающих 25 см дл., увеличивается до

38. Листья у *G. septentrionalis* тонкие, пленчатые, на верхней поверхности с редким опушением из отдельных прижатых волосков. Рассмотренные признаки оказались константными для всех изученных нами экземпляров, на протяжении всего ареала от Южного Приморья до Северного Китая. Что же касается просмотренных нами в гербариях образцов рода *Girardinia* из других частей ареала, то подавляющее большинство их имеет сравнительно толстые, густоопушенные листья разной степени рассеченности и иную форму зубцов. По этим признакам они четко отграничиваются от *G. septentrionalis.*

Цельнолистные восточноафриканские жирардинии отличаются от нашего вида, как уже говорилось, мелкими зубцами, их число на пластинке листа колеблется от 42 до 51, причем у ряда экземпляров форма зубцов близка к городчатой. У цельнолистных западногималайских растений число зубцов на пластинке еще больше: от 49 до 70. Листья и восточноафриканских, и западногималайских растений отличаются от *G. septentrionalis* также большей толщиной. Кроме того, отличительным признаком *G. septentrionalis* являются более крупные, чем у остальных видов рода *Girardinia*, стрекательные волоски (до 7—8 мм дл.), значительно утолщенные в основании.

Таким образом, проведенные исследования показали, что *G. septentrionalis* хорошо обособлен от других представителей рода по совокупности признаков листа. Занимая северо-восточную часть ареала рода этот вид обособлен и географически. Он является самым северным видом рода *Girardinia*, распространение большинства представителей которого связано с тропическими или близкими к ним широтами.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П. Сем. Крапивных. — В кн.: Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966, с. 160—161. — *Комаров В. Л.* Флора Маньчжурии. Т. 2, ч. 1. — Тр. Петерб. бот. сада, 1903, т. 22, вып. 1, с. 1—452. — *Харкевич С. С.*, *Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1981. 232 с. — *Ярмоленко А. В.* Порядок *Urticales.* — В кн.: Флора СССР. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 359—405. — *Blume C. L.* Museum Botanicum Lugduno-Batavum. T. 2. Lugduni Batavorum. 1852—1856. 256 p. — *Chew W.-L.* A monograph of genus *Laportea* (*Urticaceae*). — Gard. Bul. Signapoure, 1969, vol. 25, p. 111—178. — *Friis Ib.* A synopsis of *Girardinia* (*Urticaceae*). — Kew Bul., 1981, vol. 36, N 1, p. 143—157. — *Gaudichaud-Beaupré C.* Voyage autour du monde, . . .par M. Louis de Freycinet. Botanique. Paris, 1826—1830. 522 p. — *Iconographia* Cormophytorum Sinicorum. T. 1. 1972. 757 p. — *Maximowicz C. J.* Diagnoses plantarum Japoniae et Mandshuriae. Decas XX. — Bul. Acad. Sci. Pétersb., 1877, t. 22, p. 209—264. — *Weddell H. A.* Monographie de la Famille des Urticées. — Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat., 1856—1857, t. 9. 552 p. — *Weddell H. A.* Ordo *Urticaceae.* — In: De Candolle A. P. Prodromus systematis regni vegetabilis. Pars 16, sect. 1. Paris, 1869, p. 32—235.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 XI 1986.

УДК 005 : 582.89

Бот. журн., т. 72, № 7

Л. П. Томкович, М. Г. Пименов

ПОЛИТЕТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ВИДОВ РОДА *FERULAGO* (*UMBELLIFERAE*)

L. P. TOMKOVICH, M. G. PIMENOV. POLYTHETIC CLASSIFICATION OF SPECIES OF THE GENUS *FERULAGO* (*UMBELLIFERAE*)

На основании кластер-анализа распределения 35 признаков у всех известных в настоящее время видов *Ferulago* предложена новая классификация рода, в которой выделены 2 подрода и 9 секций, в том числе 6 — впервые. Выделение таксонов проведено по политетическому принципу: группы характеризуются по общности многих признаков и может не быть ни одного признака, выраженного у всех видов группы. Составлены диагнозы всех внутриродовых таксонов, указаны типовые виды.

Методы автоматической группировки (кластер-анализ и др.) хорошо зарекомендовали себя в таксономических исследованиях полиморфных родов и особенно родов сем. *Umbelliferae*. В духе парадигмы нумерической таксономии нами ранее выполнены классификации родов *Angelica* L. (Пименов, 1968), *Seseli* L. (Пименов, Сдобнина, 1975), *Ferula* L. (Пименов и др., 1978), *Elaeosticta* Fenzl (Пименов и др., 1981) и группы родов подтрибы *Foeniculinae* Dumort. (Лаврова и др., 1987). Предлагаемая в данной статье классификация рода *Ferulago* Koch основана на тех же главных принципах (изучение многочисленных разнообразных признаков, матричная форма представления данных, попарное сравнение таксонов, построение группировки методом последовательного объединения небольших сходных по совокупности признаков объектов и их групп, т. е. агломерационная процедура), но имеет и некоторые особенности, связанные со спецификой рода и историей его изучения.

Ferulago — типичный по своему распространению средиземноморский род сем. *Umbelliferae*, распространенный от Пиренейского п-ова до Ирана и Туркмении, с концентрацией максимального разнообразия в восточном Средиземноморье, особенно в Турции. Большинство видов распространено вне пределов СССР, что создало для нас дополнительные трудности в плане получения очень желательных в нумерической таксономии полных описаний. Невозможность выяснения всех характеристик, изучение которых связано с анализом живых растений (в природе и культуре), привело к наличию многочисленных пробелов в описаниях и к исключению из рассмотрения многих биологических и кариологических особенностей, имеющих определенное таксономическое значение. Это же не позволило использовать для анализа данных наряду с кластер-анализом метод главных компонент, дающий иную графическую интерпретацию отношений таксонов, но в отличие от перечисленных таксонов (кроме рода *Elaeosticta*) в данном случае род изучен в полном объеме. Этому способствовало наличие недавно опубликованной книги о роде *Ferulago* (Bernardi, 1979), что облегчило получение полных гербарных коллекций из разных гербариев мира для составления сопоставимых морфологических описаний. Наличие современной монографии рода *Ferulago*, написанной L. Bernardi, требует специальных комментариев. Первый вопрос, который возникает в связи с этим, очевиден — стоит ли заниматься ревизией рода, лишь несколько лет назад обработанного известным ботаником? Этот вопрос тем более уместен, потому что мы высоко оцениваем работу Bernardi, представляющую собой тщательно выполненное таксономическое исследование.

Bernardi, однако, не уделил должного внимания вопросам внутриродовой классификации, причем сделано это не случайно, а скорее из принципиальных соображений. Иллюстрируя свои соображения об эволюции рода *Ferulago* и близких родов *Umbelliferae — Peucedaneae*, Bernardi пользуется наглядной графической моделью — «лентой Мебиуса». Смысл этой модели в приложении к данной проблеме мы понимаем так: с какого бы объекта ни начинали рассмотрение совокупности, двигаясь вдоль ленты, последовательно переберем все объекты и вернемся к исходному, т. е. в структуре данных наблюдается полный континуум, а начальная точка отсчета условна. Поэтому не случайно в монографии Bernardi виды расположены в алфавитном порядке, хотя автором и предложена система рода, состоящая из 3 секций: *Anisotaenia*, *Ferulago*, *Eutaenia*. Фактически этой своей системой Bernardi в конспекте не пользуется.

Мы считаем более правильными представления об эволюции таких естественных родов, как *Ferulago*, и многих других в форме традиционных дендрограмм; это позволяет разработать дробную иерархическую структуру рода, более или менее адекватно отражающую ход дивергенции в его пределах. Наличие дробных классификаций небольших таксонов, как известно, имеет существенное значение не только для систематики, но и для ботанического ресурсоведения (а виды рода *Ferulago* содержат интересные с фармакологической точки зрения кумарины, известны они и как эфирномасличные растения) и ботанической географии.

Мы изучили 43 вида рода *Ferulago*. Для сравнения таксонов отобрали 35 признаков (табл. 1). В некоторых случаях число признаков, по которым проводили сравнение тех или иных видов, было несколько меньше 35, так как не все признаки у некоторых видов могли быть изучены. Это касается тех видов, гербарным материалом по которым мы не располагали либо материал был представлен только в цветущем состоянии, поэтому изучить строение плодов не представлялось возможным. Таксономические признаки отбирали таким образом, чтобы по каждому из них хотя бы один вид отличался от другого. Значительное внимание мы уделили анатомическому строению плода и черешка, особенностям строения цветка и соцветия, а также и особенностям внешней морфологии. Из 35 признаков 11 характеризовали особенности строения плода, 9 — строение соцветия и цветка, 8 — листа, 4 — черешка, 3 — стебля. Признаки, варьирующие в пределах вида, как правило, мы не использовали. Альтернативные состояния кодировались как 1 и 0, причем выбор 1 или 0 был совершенно произвольным (табл. 2).

При обработке исходных данных, представляющих собой таблицу, содержащую 43 строки (виды) и 35 столбцов (признаки), методом кластерного анализа осуществлено объединение объектов в однородные группы на основе сходства этих объектов. В качестве меры различия между видами был взят квадрат евклидова расстояния между ними. Чтобы меры различия, полученные по разному числу признаков, были соизмеримы, каждую из них делили на число признаков, учтенных при ее вычислении.

Для группировки видов на основе полученной таким образом матрицы различий был использован агломеративно-иерархический метод кластерного анализа. Этот алгоритм работает следующим образом. Вначале каждый вид считается отдельным кластером, и на первом шаге объединяются в один кластер те 2 вида, различие между которыми минимально. При этом число кластеров уменьшается на единицу. В каждом из последующих шагов происходит аналогичная операция — объединяются в один два самых близких кластера до тех пор, пока все кластеры не объединятся в один. В результате получается иерархическая классификация исходных видов. Итогом работы агломеративно-иерархического алгоритма является иерархическая классификация, которая строится вычислительной программой и выдается машиной на печать. На рисунке показана полученная методом кластер-анализа с помощью ЭВМ ЕС-1022 фенограмма таксономических отношений видов рода *Ferulago*, построенная по указанному выше алгоритму на основе описания видов по 35 признакам.

Проведенный анализ позволяет, во-первых, предложить совершенно новую классификацию видов рода *Ferulago*, которая существенно отличается от предшествующих классификаций E. Boissier и L. Bernardi, а во-вторых, сформулировать диагнозы внутриродовых таксонов рода *Ferulago*.

На фенограмме (см. рисунок) выделяются несколько групп различной степени сходства. Следует отметить хорошее разграничение на ней двух больших групп видов. Мы считаем возможным дать этим группам ранг подродов. В первом подроде выделяются 2 хорошо отграниченные группы, которые мы рассматриваем на уровне секций. Второй подрод, наиболее обширный по объему, включает в себя 7 хорошо отграниченных групп, также рассматриваемых нами на уровне секций. Ниже предлагается система внутриродового подразделения рода *Ferulago*, отражающая выявленную его дифференциацию.

Subgen. *Ferulago*. — Plantae caulibus in nodis non inflatis. Folia radicalia ambitu orbiculari-triangularia, laminis semper ultra 2 cm lt, lobis terminalibus ad 2 mm lt, non confertis, caulina similia, laminis non reductis, sed minoribus. Synflorescentia thyrsoidea, umbellis centralibus non evolutis, radiis umbellae umbellulaeque nunquam incrassatis et non stellato-divaricatis, involucri phyllis ad 15 mm lg. Petala glabra vel pubescentia. Mericarpia jugis non undulatis, vittis commissuralibus 4—8.

Typus: *F. thyrsiflora* (Sibth. et Smith) Koch.

Sect. *Ferulago*. — Plantae magnae, 60—200 cm alt, petiolis glabris. Umbellae laterales pedicellis foliolis binis lanceolatis integris praeditis. Umbellae involucri phyllis setaceis. Mericarpia jugis dorsalibus filiformibus, nunquam alatis.

Typus: *F. thyrsiflora* (Sibth. et Smith) Koch. Sectio monotypica.

Sect. *Anisotaenia* Boiss. — Plantae altae (60—200 cm) vel interdum humiles, ad 60 cm alt, petiolis pubescentibus vel glabris. Umbellae laterales pedicellis

ТАБЛИЦА 1

Признаки, использованные для систематического анализа видов рода *Ferulago*

1	0
1. Растение низкое, до 60 см	Растение высокое, от 60 до 160 см
2. Стебель ребристый	Стебель неребристый
3. Узлы невздутые	Узлы вздутые
4. Стеблевые листья резко отличаются от прикорневых сильной редукцией листовой пластинки (вплоть до ее полного исчезновения в области соцветия) и более мощно расширенным основанием; в пазухах стеблевых листьев развиваются укороченные побеги с одним или несколькими перисторассеченными листьями	Стеблевые листья не редуцированы, а похожи на прикорневые (только меньшего размера)
5. Листья в общем очертании линейно-ланцетные	Листья в общем очертании треугольно-округлые
6. Ширина пластинки листа до 2 см	Ширина пластинки листа более 2 см
7. Конечные дольки листьев овальные или ланцетные	Конечные дольки листьев линейные или щетиновидные
8. Конечные дольки листьев менее 2 мм шир.	Конечные дольки листьев более 2 мм шир.
9. Конечные дольки листьев до 5 мм дл.	Конечные дольки листьев более 5 мм дл.
10. Конечные дольки листьев скученные	Конечные дольки листьев нескученные
11. Конечные дольки листьев резко не отличаются по длине	Центральная долька значительно превышает по длине две боковые
12. Черешки листьев желобовидные с широкой выемкой или округлые	Черешки листьев радиальные без выемки
13. Черешки листьев голые	Черешки листьев опушенные
14. В черешках склеренхима равномерно окружает периферические пучки со всех сторон	Склеренхима окружает пучки только с внутренней стороны ксилемы и наружной стороны флоэмы
15. Паренхима пучков равномерно слабо одревесневает	Четко выражено кольцо сильно одревесневающей паренхимы между периферическими проводящими пучками
16. Соцветие щитковидное, центральный зонтик крупнее остальных	Соцветие удлиненное, пирамидальное, с мутовчато расставленными ветвями, центральный зонтик мельче боковых
17. Боковые ветви соцветия с двумя супротивными овальными предлистьями (первые листья бокового побега) в средней части	Боковые ветви соцветия не имеют в средней части пары супротивных предлистьев
18. Самый крупный зонтик имеет до 15 лучей	Самый крупный зонтик имеет более 15 лучей
19. Лучи зонтиков и плодущих зонтичков не утолщены и звездчато не растопырены	Лучи зонтиков и плодущих зонтичков утолщены и звездчато растопырены
20. Листочки обертки самого крупного зонтика короткие, до 15 мм дл. (редко до 20 мм)	Листочки обертки самого крупного зонтика длинные, до 25 мм дл.
21. Листочки обертки треугольно-округлые или линейно-ланцетные	Листочки обертки щетиновидные или волосовидные
22. Лепестки голые	Лепестки, опушенные со спинной стороны
23. Завязь голая	Завязь, опушенная мелкими шипиками
24. Цветоножка зрелого плода менее 6 мм дл.	Цветоножка зрелого плода более 6 мм дл.
25. Мерикарпии мелкие, до 10 мм дл.	Мерикарпии более крупные, больше 10 мм дл.
26. Мерикарпии в очертании округлые	Мерикарпии в очертании эллиптические или продолговатые
27. Мерикарпии с резко выделяющимися светлыми краевыми ребрами	Мерикарпии имеют ребра одинакового цвета
28. Ребра мерикарпиев волнистые	Ребра мерикарпиев неволнистые
29. Спинные ребра мерикарпия выступают на поперечном срезе в виде валиков, утолщенные или узкокрыловидные	Спинные ребра мерикарпия слабо выступающие или нитевидные, некрыловидные
30. В зрелых плодах в спинных ребрах имеются секреторные канальцы	В спинных ребрах секреторных канальцев нет
31. Комиссуральных канальцев 4—8	Комиссуральных канальцев 10—22
32. Краевые ребра мерикарпия крылатые, равны или шире эндосперма	Краевые ребра мерикарпия у́же эндосперма
33. Краевые ребра мерикарпия губчатые, толще эндосперма	Краевые ребра мерикарпия тоньше эндосперма

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

1	0
34. Клетки мезокарпа с щелевидной пористостью	Клетки мезокарпа без щелевидной пористости
35. В ребрах мерикарпия между проводящими пучками имеются участки склеренхимы	Склеренхимы между проводящими пучками нет

aphyllis. Umbellae involucri phyllis orbiculari-triangularibus lineari-lanceolatis. Mericarpia jugis dorsalibus aliformibus.

Typus: *F. angulata* (Schlecht.) Boiss.

F. contracta Boiss. et Hausskn., *F. pachyloba* (Fenzl) Boiss., *F. trachycarpa* Boiss., *F. bracteata* Boiss. et Hauskn., *F. carduchorum* Boiss. et Hausskn., *F. trifida* Boiss., *F. blancheana* Post, *F. angulata* (Schlecht.) Boiss., *F. subvelutina* Rech. fil.

Subgen. Galbanifera M. Pimen. et L. Tomkovich subgen. nov. — Plantae caulibus plerumque in nodis non inflatis. Folia radicalia ambitu orbiculari-triangularia vel lineari-lanceolata, lobis terminalibus subaequalibus, 2 mm ultra et lt, setaceis, linearibus vel lanceolatis, caulina similia, sed minora vel reducta ad vaginam. Synflorescentia corymboso-paniculata, umbellis centralibus lateralibus majoribus. Petala semper glabra. Mericarpia jugis non undulatis vel interdum undulatis, vittis commissuralibus 10—22.

Typus: *F. galbanifera* (Mill.) Koch.

Sect. Humiles M. Pimen. et L. Tomkovich sect. nov. — Folia ambitu lineari-lanceolata, lobis terminalibus semper setaceis. Umbellae involucri phyllis setaceis. Ovaria glabra. Mericarpia jugis non undulatis, partitionis sclerenchymaticis instructis.

Typus: *F. humilis* Boiss.

F. macrosciadia Boiss. et Bal., *F. humilis* Boiss.

Sect. Bernardia M. Pimen. et L. Tomkovich sect. nov. — Folia ambitu lineari-lanceolata, lobis terminalibus semper setaceis. Umbellae involucri phyllis triangularibus vel lineari-lanceolatis, nunquam setaceis. Ovaria glabra. Mericarpia jugis non undulatis, parenchymaticis.

Typus: *F. bernardii* L. Tomkovich et M. Pimen.

F. amani Post, *F. phialocarpa* Rech. fil. et Riedl, *F. sartori* Boiss., *F. platycarpa* Boiss. et Bal., *F. thirkeana* Boiss., *F. sandrasica* Pesmen et Quezel, *F. serpentinica* Rech. fil., *F. bernardii* L. Tomkovich et M. Pimen.

Sect. Lophosciadium (DC.) M. Pimen. et L. Tomkovich comb. nov. — Genus *Lophosciadium* DC. 1829, Mém. Omb. 5 : 50. — Folia ambitu linearia, ad 2 cm lt, lobis terminalibus setaceis, ad 5 mm lg. Umbellae involucri phyllis triangularibus. Ovaria glabra. Mericarpia jugis undulatis, parenchymaticis.

Typus: *F. confusa* Vel.

Sectio monotypica.

Sect. *Eutaenia* Bernardi emend. M. Pimen. et L. Tomkovich. — *Ferulago* sect. *Eutaenia* Bernardi, 1979, Boissiera, 30 : 57. — Folia ambitu lineari-lanceolata vel triangulari-orbicularia, lobis terminalibus setaceis, linearibus vel lanceolatis. Umbellae involucri phyllis setaceis triangularibus vel lineari-lanceolatis. Ovaria glabra. Mericarpia jugis non undulatis, parenchymaticis.

Typus: *F. nodosa* (L.) Boiss.

F. syriaca Boiss., *F. aurantiaca* Post, *F. lutea* (Poir.) Grande, *F. nodosa* (L.) Boiss., *F. stellata* Boiss., *F. setifolia* C. Koch, *F. sylvatica* (Bess.) Reichenb., *F. longistylis* Boiss., *F. galbanifera* (Mill.) Koch, *F. latiloba* Schischk.

Sect. Aucheria M. Pimen. et L. Tomkovich sect. nov. — Folia ambitu triangulari-orbicularia, lobis terminalibus setaceis vel linearibus. Umbellae involucri phyllis triangularibus vel lineari-lanceolatis, nunquam setaceis. Ovaria glabra. Mericarpia jugis non undulatis, parenchymaticis.

Typus: *F. aucheri* Boiss.

ТАБЛИЦА 2

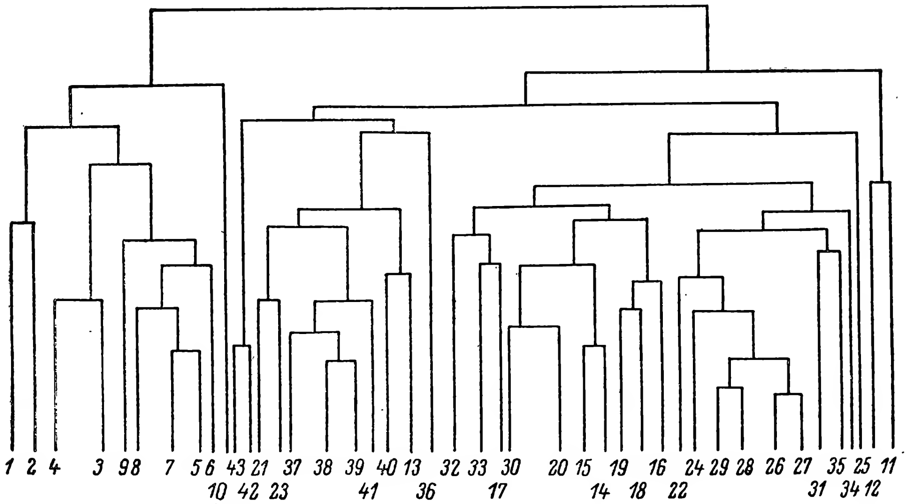
Распределение состояний (1 или 0) признаков у видов рода *Ferulago*

Вид	Порядковые номера признаков																																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
1. *F. contracta* Boiss. et Hausskn.	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	Н	Н	0	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Н
2. *F. pachyloba* (Fenzl) Boiss.	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	Н	Н	0	0
3. *F. bracteata* Boiss. et Hausskn.	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	Н	1	Н	Н	Н	Н
4. *F. trachycarpa* Boiss.	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	Н	0
5. *F. angulata* (Schlecht.) Boiss.	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	Н	1	Н	Н	Н	0
6. *F. subvelutina* Rech. fil.	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0
7. *F. blancheana* Post	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	Н	Н	Н	Н	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	Н	1	Н	Н	Н	Н
8. *F. trifida* Boiss.	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
9. *F. carduchorum* Boiss. et Hausskn.	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0
10. *F. thyrsiflora* (Sibth. et Smith) Koch	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0
11. *F. silaifolia* Boiss.	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0
12. *F. macrocarpa* (Fenzl) Boiss.	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0
13. *F. bernardii* L. Tomkovich et M. Pimen.	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0
14. *F. sylvatica* (Bess.) Reichenb.	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
15. *F. setifolia* C. Koch	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
16. *F. latiloba* Schischk.	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	Н	0	1	1	1	1	1	Н	Н	Н	0	Н	Н	Н	0	Н	Н	Н	Н
17. *F. lutea* (Poir.) Grande	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0
18. *F. galbanifera* (Mill.) Koch	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
19. *F. longistylis* Boiss.	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
20. *F. stellata* Boiss.	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
21. *F. amani* Post	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	Н	0	Н	Н	Н	Н
22. *F. isaurica* Pesmen	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0
23. *F. phialocarpa* Rech. fil. et Riedl	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	Н	Н	Н	Н	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	Н	Н	Н	0	Н	Н	Н	Н

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Порядковые номера признаков																																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
24. *F. mughlae* Pesmen	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	Н	0	Н	Н	Н	Н
25. *F. fieldiana* Rech. fil.	0	0	1	0	Н	Н	1	1	1	0	1	Н	Н	Н	Н	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	Н	0	Н	Н	Н	Н
26. *F. kurdica* Post	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	Н	Н	Н	Н	1	0	1	1	1	1	1	1	Н	Н	Н	0	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Н
27. *F. brachyloba* Boiss.	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	Н	0	0	0	0	Н	0	Н	Н	Н	Н
28. *F. armena* (DC.) Bernardi	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
29. *F. granatensis* Boiss.	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
30. *F. nodosa* (L.) Boiss.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
31. *F. cassia* Boiss.	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0
32. *F. syriaca* Boiss.	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0
33. *F. aurantiaca* Post	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	Н	Н	Н	Н	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	Н	0	Н	Н	Н	Н
34. *F. aucheri* Boiss.	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
35. *F. asparagifolia* Boiss.	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
36. *F. confusa* Vel.	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0
37. *F. sartori* Boiss.	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
38. *F. platycarpa* Boiss. et Bal.	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
39. *F. thirkeana* Boiss.	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	Н	Н	Н	Н	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	Н	0	Н	Н	Н	Н
40. *F. serpentinica* Rech. fil.	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0
41. *F. sandrasica* Pesmen et Quezel	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	Н	Н	Н	Н	1	Н	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	Н	0	Н	Н	Н	Н
42. *F. humilis* Boiss.	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
43. *F. macrosciadia* Boiss. et Bal.	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1

Примечание. Н — состояние признака у данного вида неизвестно.



Фенограмма таксономических отношений видов рода *Ferulago* (нумерация видов соответствует табл. 2).

F. isaurica Pesmen, *F. mughlae* Pesmen, *F. granatensis* Boiss., *F. armena* (DC.) Bernardi, *F. kurdica* Post, *F. brachyloba* Boiss., *F. cassia* Boiss., *F. asparagifolia* Boiss., *F. aucheri* Boiss.

Sect. Fieldianae M. Pimen. et L. Tomkovich sect. nov. — Folia ambitu late lanceolata, lobis terminalibus ad 2 mm lt, ad 5 mm lg. Umbellae involucri phyllis lanceolatis. Ovaria pubescentia. Mericarpia jugis undulatis, parenchymaticis.

Typus: *F. fieldiana* Rech. fil.

Sectio monotypica.

Sect. Uloptera (Fenzl) M. Pimen. et L. Tomkovich comb. nov. — Genus *Uloptera* Fenzl, 1843, Flora 26 : 460. — Folia ambitu orbiculari-triangularia, lobis terminalibus lanceolatis 2 mm lt et ultra, 5 mm lg et ultra. Umbellae involucri phyllis orbiculato-lanceolatis vel ovatis. Ovaria glabra. Mericarpia jugis undulatis, parenchymaticis.

Typus: *F. macrocarpa* (Fenzl) Boiss.

F. macrocarpa (Fenzl) Boiss., *F. silaifolia* Boiss.

ЛИТЕРАТУРА

Лаврова Т. В., Пименов М. Г., Девяткова Г. Н. Использование кластер-анализа для выяснения таксономических отношений видов *Foeniculinae* (*Umbelliferae*) флоры СССР. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 1, с. 25—38. — *Пименов М. Г.* Систематическая группировка видов рода *Angelica* L. СССР по коэффициентам сходства. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1968, т. 73, вып. 1, с. 124—139. — *Пименов М. Г., Сдобнина Л. И.* К систематике рода *Seseli* L. I. Ревизия рода *Libanotis* Hill (*Umbelliferae*). — Бот. журн, 1975, т. 60, № 8, с. 1108—1122. — *Пименов М. Г., Терехин А. Т., Девяткова Г. Н., Баранова Ю. В.* Автоматическая фенетическая классификация видов рода *Ferula* L. (*Umbelliferae*) как материал для познания филогении рода. — В кн.: Материалы V Моск. совещ. по филогении растений. М., 1978, с. 138—141. — *Пименов М. Г., Клюйков Е. В., Терехин А. Т., Девяткова Г. Н.* Разграничение родов геофильных зонтичных Средней Азии с помощью методов многомерной статистики. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 328—340. — *Bernardi L.* Tentamen revisionis generis *Ferulago*. — Boissiera, 1979, vol. 30, p. 9—182.

Ботанический сад Московского
государственного университета.

Получено 11 III 1986.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29 (47+57)

Т. В. Макрый

НАХОДКИ ТРЕХ НОВЫХ ДЛЯ СССР И ОДНОГО РЕДКОГО ЛИШАЙНИКОВ РОДА *PELTULA* В БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ

T. V. MAKRYI. FINDINGS OF THREE NEW AND OF ONE RARE FOR THE USSR LICHEN SPECIES OF THE GENUS *PELTULA* IN THE BAIKAL REGION OF SIBERIA

Сообщается о местонахождениях лишайников *Peltula zabolotnoji*, *P. oleifera*, *P. obscurans* и *P. impressula* в Байкальской Сибири. Первые 3 вида ранее для территории СССР не приводились. Все 4 вида собраны в засушливых степных районах Прибайкалья и Забайкалья.

Лихенофлора Байкальской Сибири (включающей Иркутскую, Читинскую области и Бурятскую АССР) до настоящего времени изучена очень слабо. Однако этот регион представляет огромный интерес в фитогеографическом, и, в частности, лихеногеографическом отношениях, так как здесь проходят границы распространения многих евразиатских, азиатско-североамериканских (амфиберингийских), восточноазиатских и центральноазиатских видов, а многие виды с более широкими ареалами находятся у южного или северного предела своего распространения. Подробное изучение ареалов таких видов позволяет решать многие сложные вопросы флорогенезиса как самого региона, так и сопредельных с ним, а также вопросы реконструкции развития растительного покрова в целом.

С целью лихенофлористического обследования мы посетили в 1985 г. Юго-Западное и Юго-Восточное Забайкалье, а в 1986 г. — Юго-Западное и Маломорское побережья оз. Байкал. Все эти районы характеризуются наименьшим для данного региона количеством осадков и высокими показателями солнечной радиации. Здесь широко распространена степная растительность (главным образом горные петрофитные степи).

В ходе начатой обработки материала мы выявили 1 редкий и 3 новых для СССР вида лишайников. Все 4 вида относятся к роду *Peltula* Nyl. сем. *Heppiaceae* Zahlbr., большинство представителей которого распространено в аридных пустынных и пустынно-степных районах юго-западной части Северной Америки, Африки, Средиземноморья и Центральной Азии (Wetmore, 1970; Голубкова, 1983). В СССР до настоящего времени было известно всего 4 вида рода *Peltula*. Два из них (*P. impressula* и *P. radicata* Nyl.) указывались лишь для Средней Азии — для Тянь-Шаня (Инашвили, 1975; Бредкина, 1981). Весьма характерны виды рода *Peltula* для пустынно-степных районов Центральной Азии (Magnusson, 1940, 1944; Голубкова, 1983), в составе флоры которой известны 5 эндемиков из этой группы лишайников.

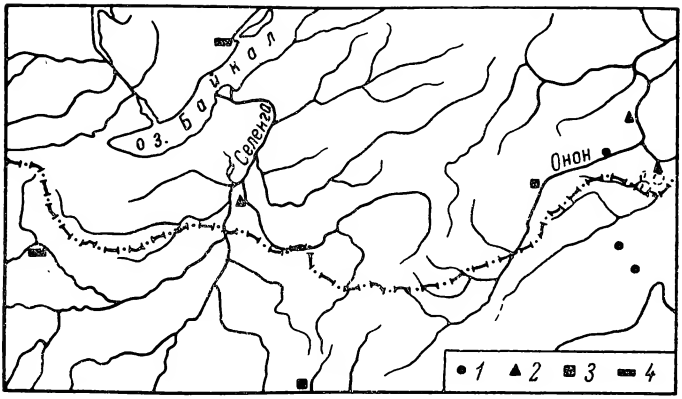
Три вида из собранных нами (*Peltula zabolotnoji*, *P. oleifera* и *P. impressula*) являются именно центральноазиатскими. Ареалы их охватывают главным образом районы Северо-Западного Китая и Монголии. Вид *P. obscurans* имеет широкий плюрирегиональный ареал, охватывающий Северную, Центральную и Южную Америку, Южную Европу, Северную и Восточную Африку, а в Азии указан для Монголии (Голубкова, 1981).

Приводим местонахождения обнаруженных лишайников (см. рисунок).

1. *Peltula zabolotnoji* (Elenk.) Golubk.[1]

---

[1] Ранее вид был выявлен Н. В. Седельниковой для Горного Алтая (неопубликованные данные, устное сообщение).



Местонахождения *Peltula zabolotnoji* (*1*), *P. oleifera* (*2*), *P. obscurans* (*3*) и *P. impressula* (*4*) в Байкальской Сибири.

Ближайшие местонахождения видов на территории Монголии даны по работе Н. С. Голубковой (1981).

Читинская обл., Агинский бурятский нац. округ, окрестности с. Нижний Цасучей, левобережье р. Онон, вершина сопки, нителистниковая степь с *Caragana stenophylla* Pojark., на почве среди камней, 15 VI 1985.

2. *Peltula oleifera* H. Magn.

Читинская обл., Ононский р-н, окрестности оз. Зун-Торей, северный берег, степной скалистый склон с *Caragana stenophylla*, скалы — на камнях и в расщелинах на мелкоземе, 19 VI 1985; Читинская обл., Оловяннинский р-н, окрестности с. Ононска, степной склон к р. Онон, скалы — на камнях и в расщелинах, 17 VI 1985; Бурятская АССР, Селенгинский р-н, окрестности с. Поворот, степной склон с *Caragana pygmaea* (L.) DC., скалы западной экспозиции — на камнях и в расщелинах, 30 V 1985.

3. *Peltula obscurans* (Nyl.) Gyeln.

Читинская обл., Акшинский р-н, окрестности с. Акши, берег р. Онон, скалы — на камне, 14 VI 1985.

4. *Peltula impressula* (H. Magn.) Golubk.

Иркутская обл., Ольхонский р-н, Маломорское побережье Байкала в окрестностях залива Куркут, степной каменистый склон с *Caragana pygmaea*, на почве среди камней, 15 VII 1986.

Все местообитания указанных видов лишайников совпадают с местообитаниями таких характерных степных ценозообразователей, как *Caragana stenophylla*, *C. pygmaea*, *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam. и др. Все находки сделаны в пределах четырех флористических районов (по работе Г. А. Пешковой, 1972): Монгольского (Монгольская степная ботанико-географическая провинция), Южно-Даурского (Манчжурско-Даурская лесостепная провинция), Южно-Бурятского и Ольхонского (Алтае-Саянская горно-таежная ботанико-географическая провинция).

Пешкова (1972), анализируя ареалогический состав степной флоры сосудистых растений Байкальской Сибири, показала, что наибольшее число представителей монгольской группы распространения (имеющих ареалы, сходные и совпадающие с ареалами рассматриваемых нами лишайников) отмечено именно в Монгольском, Южно-Даурском и Южно-Бурятском районах. Причем наличие значительного числа видов пустынно-степной экологии в Южно-Бурятском р-не, где степи не являются зональными, а представляют лишь острова в лесной зоне, Пешкова объясняет историческим прошлым этого района, т. е. широким развитием степных и пустынно-степных ландшафтов в предшествующие периоды, а именно в палеогене.

Большинство находок сделано в бассейне р. Онон, где в настоящее время наиболее широко распространены типичные степные сообщества нителистниковых, леймусово-ковыльных и карагановых степей и где встречается значительное число характерных степных растений Байкальской Сибири.

Ольхонский степной район, где найдена *Peltula impressula*, представляет особый интерес, так как он, хотя и примыкает к Приангарским степям, а от Забайкальских (Бурятских и Даурских) отделен высокими хребтами (Хамар-Дабан, Улан-Бургасы) и акваторией Байкала, но тем не менее имеет огромное сходство именно с Забайкальскими степями. Здесь встречаются такие виды, как *Ephedra dahurica* Turcz., *Asparagus burjaticus* Peschkova, *Cymbaria daurica* L., *Panzeria lanata* (L.) Bunge, *Filifolium sibiricum*, *Oxytropis leucotricha* Turcz., *O. popoviana* Peschkova (очень близкий к *O. grandiflora* (Pallas) DC.) и др. Обычным представителем Приольхонских степей является *Caragana pygmaea*. Все это свидетельствует, по мнению М. Г. Попова (1957) и Пешковой (1973), об общем прошлом и единой флоре Забайкальских и Приольхонских степей до образования Байкала.

Ранее для Северо-Западного Прибайкалья (для Байкальского хребта) мы указывали такие центральноазиатские лишайники, как *Acarospora fulva* Golubk. и *Sarcogyne picea* H. Magn. (Макрый, 1985). Всего в лихенофлоре Байкальского хребта было отмечено (Макрый, 1986) 3 центральноазиатских лишайника (третий — *Acarospora gobiensis* H. Magn.), что составляет 5 % от числа всех видов степного элемента этой лихенофлоры.

По-видимому, палеогеновая степная флора Байкальской Сибири содержала значительное число центральноазиатских видов, которые проникали намного севернее настоящей границы их распространения. Одним из доказательств этого являются описанные находки трех центральноазиатских видов рода *Peltula*.

ЛИТЕРАТУРА

Бредкина Л. И. К познанию лишайников Центрального Тянь-Шаня. — Новости сист. низших раст., 1981, т. 18, с. 144—149. — *Голубкова Н. С.* Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л.: Наука, 1981. 200 с. — *Голубкова Н. С.* Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. 247 с. — *Инашвили Ц. Н.* Сем. *Heppiaceae*. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 3. Л.: Наука, 1975, с. 118—123. — *Макрый Т. В.* Редкие и новые для Азии и СССР лишайники из Прибайкалья. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 10, с. 1406—1410. — *Макрый Т. В.* Лишайники Байкальского хребта (Становое нагорье): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Новосибирск, 1986. 16 с. — *Пешкова Г. А.* Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 207 с. — *Пешкова Г. А.* О степной флоре острова Ольхон и средней части Западного побережья озера Байкал. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1973, № 5, с. 15—20. — *Попов М. Г.* Степная и скальная флоры западного побережья Байкала. — Тр. Байкальск. лимнол. ст. АН СССР, 1957, т. 15, с. 408—426. — *Magnusson A. H.* Lichens from Central Asia. Stokholm, 1940, vol. 1. 168 p.; 1944, vol. 2. — *Wetmore C. M.* The lichen family *Heppiaceae* in North America. — An. Missouri Bot. Gard., 1970, vol. 57, N 2, p. 158—209.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 20 X 1986.

УДК 582.998 (235.31)

Бот. журн., т. 72, № 7

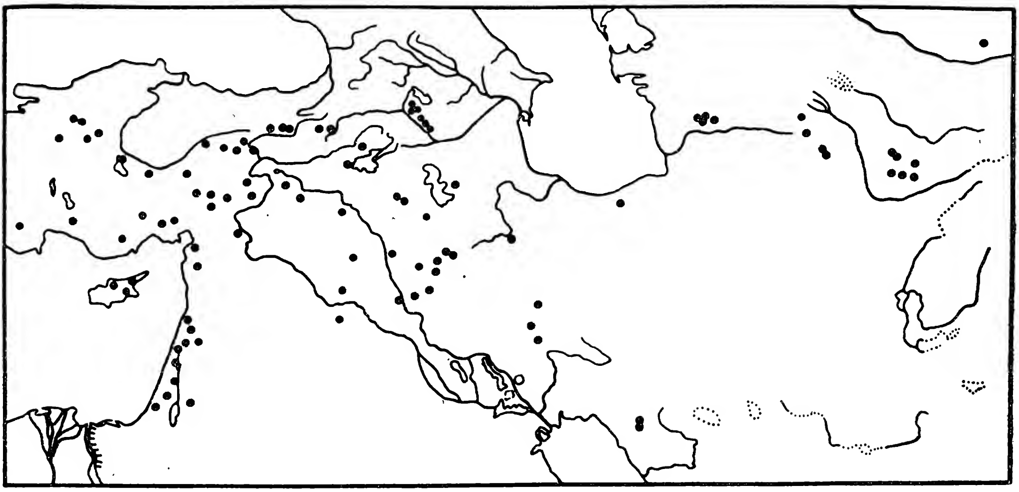
Р. В. Камелин

GUNDELIA TOURNEFORTII (*ASTERACEAE*) — НОВИНКА ФЛОРЫ ПАМИРО-АЛАЯ

R. V. KAMELIN. *GUNDELIA TOURNEFORTII* (*ASTERACEAE*) — A NEW SPECIES OF THE PAMIRO-ALAI FLORA

В связи с находкой *Gundelia tournefortii* на хр. Кугитанг-тау (Памиро-Алай) обсуждаются систематическое положение вида, ареал и возможности распространения вида человеком.

Во время работ Южнотуркестанской экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в 1983 г. на хр. Кугитанг-тау впервые в Памиро-Алае были собраны образцы *Gundelia tournefortii* L. Всего один мощный экзем-



Ареал *Gundelia tournefortii.*

пляр был найден в полном цвету 19 IV 1983 в нижней части ущелья Тутлыдара — одного из ущелий-каньонов, оканчивающихся близ развалин бывшего пос. Ходжакараул. Каньон Тутлыдара, движение по которому пешком возможно примерно на протяжении 4.5—5 км, отличается от других подобных каньонов средней части Кугитанга тем, что в нижней части его растет несколько очень крупных деревьев тутовника *Morus alba* L. В этом месте весною пробивается родник, который заканчивается в нескольких сотнях метров ниже. Ущелье ниже родника несколько расширяется, здесь оно сухое, но, по-видимому, в наиболее богатые по количеству осадков годы водоток по нему весною возможен. Здесь выражены и две террасы, на нижней из них в полынно-эфемерово-мятликово-осочковом сообществе и рос *Gundelia tournefortii.*

Местонахождение *G. tournefortii* в Кугитанге — самая восточная точка ареала этого вида. Ближайшие к нему местонахождения известны из Бадхыза, а также из района г. Герат в Афганистане (также по существу с южных склонов Бадхыза). По прямой от Бадхыза до Кугитанга около 420 км. В северной (советской) части Бадхыза *G. tournefortii* попадается нечасто, главным образом в низкогорьях долины Кушки; в афганской части этот вид ранее встречался в большом количестве, зарослями (Aitchison, 1888, 1894, 1890).

Вообще ареал *G. tournefortii* (см. рисунок) — восточно-древнесредиземноморский (от Внутренней и Южной Анатолии, Кипра, Сирии, Ливана и Израиля до южного Закавказья, южного Ирана, Хорасана и Бадхыза, а ныне — и Кугитанга). Ареал этот далеко не сплошной, особенно в южной и восточной частях (см. рисунок). Северные пределы его в Турции и Армении расположены несколько севернее 40° с. ш. (северо-западнее Анкары и в окрестностях Еревана). Наиболее южным пунктом ареала является район правобережья р. Далеки южнее г. Казерун и юго-западнее г. Шираз в Иране (южнее 30 °с. ш.), откуда *G. tournefortii* приводился еще E. Boissier (1875), а затем и И. Борнмюллером в обработке растений M. Koie (1945). Достоверные крайне западные точки ареала находятся в Южной Анатолии, в южной части вилайета Бурдур (Kupicha, 1975). Однако в обработке рода для «Flora of Turkey and East Aegean Islands» F. Kupicha приводит также сведения A. Karamanoglu (которые я не мог проверить из-за отсутствия этой работы в библиотеках) о том, что *G. tournefortii* был встречен и в вилайете Измир (в районе Алладжа). Сведения эти не проверил и F. Kupicha, по-видимому, из-за отсутствия гербария.

Практически повсюду, где приводятся какие-либо сведения об экологии и фитоценологии *G. tournefortii*, отмечается, что вид связан с полупустынными низкогорьями, реже — среднегорьями, с различными сообществами эфемеров и эфемероидов, нередко с участием видов полыни. Высоко в горы он не заходит.

Вообще при хорошо выдержанном типе восточно-средиземноморского ареала сам характер распределения вида в нем не представляется мне, по имевшимся в моем распоряжении литературным источникам и гербарным материалам, вполне естественным. Ряд фрагментов его можно считать и вторичным. И это имеет свое объяснение. Дело в том, что на всей территории ареала вид этот широко используется населением (а ранее использовался еще более). В иранской и афганской частях ареала вид этот известен иранцам, джемшидам, теммури (хорасанцам) и туркменам (которые называют его «кангар», «кенгер») как ценное кормовое, пищевое, техническое (красильное), а ранее, по-видимому, и как лекарственное растение (Aitchison, 1890; Черняковская, 1929). Как кормовое это растение в основном заготовлялось на зиму для вьючного скота и верблюдов. В пищу употребляли как верхушки побегов (в отваренном виде), так и семянки (в поджаренном и размолотом виде). Для окрашивания шерсти использовали стебли или побеги с листьями и цветками, дававшие по поташной протраве фисташково-зеленые цвета. Собирали также и латекс, считавшийся рвотным средством. О таком же применении пишет для турецкой части ареала и Karamanoglu (Kupicha, 1975). Он сообщает также, что латекс входил в состав жвачки, а семянки использовали как суррогат кофе. О многостороннем применении этого вида в Армении (армянское его название «канчар») сообщает и А. А. Гроссгейм (1952). Собственно широкое употребление этого вида в пищу и послужило основанием для ряда ботаников Закавказья включить его в список охраняемых видов (Красная книга, 1975; Редкие и исчезающие виды. . ., 1981). Уже одно употребление этого растения полукочевым населением в качестве зимнего корма могло способствовать расселению этого вида. Ведь и естественное распространение его крупных семянок возможно только по принципу «перекати-поле» (и это прекрасно реализуется в низкогорьях, где сильные ветры легко переносят крупные ветвистые высохшие побеги этого вида). Вполне допустимо и целенаправленное расселение его в новых местах кочевий (одно из хорасанских названий его «шутуркаж» означает «трава верблюдов»).

А между тем *G. tournefortii* — это одно из замечательнейших в научном отношении растений флоры Восточного Средиземноморья и всего Древнего Средиземья. В составе древнесредиземноморской флоры оно является таким же резко обособленным «осколком» какой-то неведомой нам более древней флоры, как *Tetraclinis articulata* (Vahl) Mast. на западе Средиземноморья, *Datisca cannabina* L. или *Pelargonium endlicherianum* Fenzl в восточной части Древнего Средиземья, или *Zygophyllum xanthoxylon* (Bunge) Maxim. s. l. в Средней и Центральной Азии. Да и, пожалуй, более обособленным.

Со времен G. Bentham и J. Hooker-сына *Gundelia tournefortii* относят к трибе *Arctotideae* Benth. et Hook. fil. — одной из относительно немноговидовых и не богатых по числу родов триб сем. *Asteraceae* (*Compositae*), причем в этой трибе род *Gundelia* L. вместе с родом *Platycarpa* Less. выделяют в особую подтрибу *Gundelinae* Benth. et Hook. fil. (Bentham, Hooker, 1876). Между тем каждый, кто наблюдал *Gundelia tournefortii* и представителей наиболее крупных по числу видов родов *Arctotideae*, изредка разводимых в наших цветниках, — *Arctotis* L., *Ursinia* Gaertn., *Gazania* Gaertn., вправе усомниться в их родстве. Арктотисовые — типичные сложноцветные, с одиночными корзинками обычного типа, т. е. с цветками многочисленными, объединенными на общем цветоложе в общей чашевидной обертке, причем, кроме обоеполых цветков диска, у них развиты краевые язычковые (пестичные или рудиментарно пестичные, бесплодные) цветки. Семянки у них с паппусом из более или менее многочисленных свободных, пленчатых чешуй. У *Gundelia tournefortii* все устроено иначе. В жестких почти полностью сросшихся обертках заключено всего по 5—7 цветков, лишь один из которых вполне развитый и плодущий, а остальные — рудиментарные (но все они исходно двуполые). Многочисленные же обертки с цветками собраны в довольно плотное, продолговатое соцветие. Никакой общей обертки у соцветия нет, хотя оно и расположено среди сближенных колючих верхушечных листьев. Нет у *G. tournefortii* и язычковых цветков, единственный плодущий цветок — трубчатый с 5 лопастными длинными зубцами-лопастями. Тычинки с линейными пыльниками, нижние придатки которых едва заметные, а верхние — коротконические, слабо отчлененные. Столбик под лопастями утолщен, а лопасти его волосистые. У арктотисовых эти признаки схожи, но все же верхние придатки пыльников у них обычно заметнее, лопасти столбика то голые, то слабопушистые, а волоски, например у вида рода *Arctotis*, собраны ниже лопастей в воротничок. По этим признакам, а также по свободным листочкам обертки род *Platycarpa* ближе к арктотисовым (но у него гомогамные корзинки). Семянки у *Gundelia tournefortii* крупные, ребристые, с чашевидной острозубчатой окраиной (гомологичной паппусу), у *Platycarpa glomerata* (Thunb.) Less. они мелкие, с плоскопростертым паппусом из 8—10 узких чешуй.

Таким образом, мне кажется, что наиболее обоснована точка зрения Boissier (1875), считавшего *Gundelia tournefortii* представителем особой трибы *Gundelieae* Boiss. Интересно, что положение этой трибы в семействе далеко не очевидно. Несмотря на то что ряд признаков сближает его с арктотисовыми, а через них — с *Cynareae* Less. и *Mutisieae* Cass., у *G. tournefortii* есть важный признак, резко отделяющий его от всей этой группы, — наличие богатого смолами латекса. Между тем сближение *G. tournefortii* со всеми *Liguliflorae* весьма затруднительно. Обнаруживается чрезвычайно обособленное положение этого восточно-средиземноморского типа в системе сложноцветных (семейства, исключительно богатого типами, пангейного, а следовательно, очень древнего). Если бы мы сближали его с арктотисовыми, то могли бы провести совершенно определенные параллели с построениями М. Г. Попова (1927), ведь арктотисовые — практически полностью южноматериковая триба (и более того — главным образом южноафриканская, «вельвичиевая», хотя один вид рода *Arctotis* L. есть в Австралии, а несколько видов родов *Berkheya* Ehrh. и *Ursinia* доходят до тропической восточной Африки). Но отсутствие общего цветоложа и настоящих корзинок, наличие латекса — признаки очень весомые, которые свидетельствуют о большей примитивности рода *Gundelia*, чем любого современного типа арктотисовых (или даже мутизиевых — возможных предковых типов арктотисовых).

Итак, *G. tournefortii* — реликтовый тип во флоре Древнего Средиземья, родственные связи которого неизвестны. Но, как часто бывает у реликтов, это далеко не застывший и не лишенный формообразовательной активности тип. На большом ареале вида описан целый ряд рас (разновидностей) и даже особые виды — *G. tenuisecta* (Boiss.) Freyn et Sint., *G. purpurascens* Bornm. Все они, по моему мнению, недостаточно обоснованы морфологически и неопределенны по географии и экологии. В восточной части ареала растут в основном особи, объединяющие черты типовой расы и расы, известной под названием var. *armata* Freyn et Sint. Наибольшее разнообразие форм наблюдается, по-видимому, в юго-восточной Турции и Ираке, где, возможно, и находится первичный центр происхождения (или древнейший рефугиум) этого вида. Мы уже отмечали, что многие участки ареала вида, вероятно, вторичны. Это — и большая часть местонахождений в Иордании, в низменном Ираке (Эль-Джазира, районы гор Хамрин и Синджар), и многие районы Ирана. Возможно, что и местонахождения в советской части Копетдага и Бадхыза и в Кугитанге также являются вторичными, но вторичными в результате естественного в течение последних тысячелетий процесса, давно реализуемого в восточном Средиземноморье, — сложной антропогенной перестройки природы этого региона под прессом диаметрально противоположных способов хозяйствования — земледельческого и скотоводческого, в том числе кочевого скотоводства. Значение находки *G. tournefortii* в Кугитанге состоит, таким образом, в том, что она еще более подтверждает древнесредиземноморский характер флоры низкогорий и среднегорий Памиро-Алая и вновь обращает наше внимание на тот несомненный факт, что многие характерные виды восточной части Древнего Средиземья на восточных пределах своего распространения могут оказаться и результатом новейшей антропогенной перестройки растительного покрова.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. Род гунделия — *Gundelia* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 26. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 862—863. — *Гроссгейм А. А.* Растительные богатства Кавказа. М.: Изд-во МОИП, 1952. 632 с. — *Красная* книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1975. 203 с. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1981. 263 с. — *Черняковская Е. Г.* Хорасан и Сеистан. — Тр. по прикл. бот. ген. и сел. 1928, т. 23, с. 3—271. — *Aitchison J. E.*

The botany of the Afghan Delimitation Commission. — Trans. Lin. Soc. Bot., 1888, 1894, 2 ser., vol. 3, p. 139. — *Aitchison J. E.* Notes to assist in a further knowledge of the products of Western Afghanistan and North Eastern Persia. — Trans. Soc. Bot. Edinburgh, 1890 (1891), vol. 18. 288 p. — *Bentham G., Hooker J. D.* (fil). Genera plantarum. Vol. 2, pt. 2. London, 1876, p. 533—1279. — *Boissier E.* Flora orientalis. Vol. 3. Geneve, 1875. 1033 p. — *Feinbrun N.* Flora palaestina. Vol. 3. 1978. 484 p. — *Koie M.* Beitrag zur Flora Suedwest Irans. 1. Danish scientific investigations in Iran. Pt 4. Copenhagen, 1945, p. 1—55. — *Kupicha F. K. Gundelia* L. — In: Davies P. H. Flora of Turkey and East Aegean Islands. Vol. 5. 1975, p. 325—326. — *Parsa A.* Flore de l'Iran. Vol. 3. Teheran, 1950. 650 p. — *Post G.* Flora of Syria, Palestine and Sinai. Ed. 2, revised by J. E. Dinsmore. Vol. 2. Beirut, 1933. 346 p. — *Rechinger K. H.* Flora of lowland Iraq. Weinheim, 1964. 746 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VII 1986.

УДК 582.669.2 (575.32)

Бот. журн., т. 72, № 7

М. Ю. Медведев, Е. М. Сулига

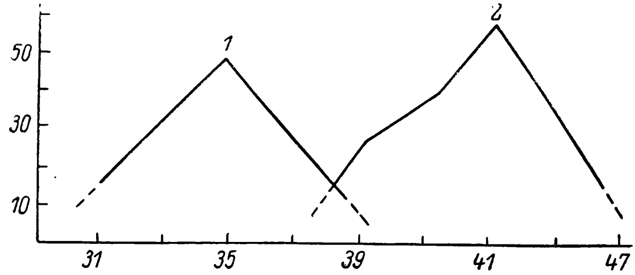
О НАХОЖДЕНИИ *SILENE KARACZUKURI* (*CARYOPHYLLACEAE*) НА ВОСТОЧНОМ ПАМИРЕ

M. YU. MEDVEDEV, E. M. SULIGA. ON THE LOCATION OF *SILENE KARACZUKURI* (*CARYOPHYLLACEAE*) IN THE EASTERN PAMIRS

Впервые на территории СССР (Восточный Памир) найдена смолевка карачукурская *Silene karaczukuri*, до настоящего времени известная лишь из Китая. Дается сравнительный морфологический и палиноморфологический анализ этого вида и смолевки памирской *S. pamirensis*, доказывающий видовую самостоятельность *S. karaczukuri*.

S. karaczukuri B. Fedtsch. была найдена в 1985 г. на Восточном Памире, в северных отрогах Ваханского хребта, в бассейне р. Караджилгасай, питающей своими водами озера Чаканкуль и Зоркуль, на высоте 4250 м над ур. м., в южной части Зоркульского заказника.[1] Небольшая группа растений этого вида произрастает на левобережье реки, в ее среднем течении, на мелкоземистом склоне восточной экспозиции, крутизной 20—25°, в злаково-разнотравно-полынном сообществе (*Poa litvinoviana*, *P. relaxa*, *Potentilla stanjukoviczii*, *Erigeron poncinsii*, *Scutellaria pamirica*, *Artemisia leucotricha*).

Для данного региона свойствен микроклимат, не характерный для остальной части Восточного Памира, а именно проникновение муссонов со стороны Индийского океана, обусловливающее более влажный климат со среднегодовым количеством осадков в долинной части порядка 400 мм, увеличивающимся с высотой до 1000 мм (5000 м над ур. м.), и слабовыраженный (за счет меридионального расположения отрогов Ваханского хребта) ветровой режим в целом смягчают суровый резкоконтинентальный климат высокогорий. Эти факторы способствуют формированию сравнительно богатых по флористическому составу растительных сообществ, более высокой их продуктивности.



Сопоставление числа и размеров пыльцевых зерен у двух видов рода *Silene*.

По оси абсцисс — размеры пыльцевых зерен, мкм; *по оси ординат* — число подсчитанных зерен, шт. *1* — *S. karaczukuri*, *2* — *S. pamirensis*.

---

[1] Зоркульский заказник организован в 1972 г. с целью охраны популяции горного гуся, гнездящегося на оз. Зоркуль.

Морфологические признаки *Silene karaczukuri*, *S. pamirensis*

Признак	*S. karaczukuri*	*S. pamirensis*
Растение	10—12 (15) см выс., стебли обильно покрыты железистыми волосками	15—35 см выс., серо-зеленое от густого опушения ретрозными волосками
Листья	Мелкие, голые, по краю хрящевато-реснитчатые, лопатчато-обратноланцетные	Короткие, густо коротко опушенные, острые, лопатчато-ланцетовидные
Прицветники	До 5 мм дл., с шиловидной верхушкой, внизу пленчато-расширены	2—8 мм дл., коротко и густо опушены простыми волосками с примесью железистых
Цветки	Простые дихазии, 1—2-цветковые	Простые или сложные дихазии, в числе 3—9 и больше
Чашечка	До 20 (24) мм дл., перепончатая, но по жилкам головчатожелезистая	20—25 (27) мм дл., опушена простыми и железистыми волосками
Зубцы чашечки	Неровные, железистые	Ровные
Лепестки	17—18 мм дл., лопасти наверху округлые, 2—2.5 мм дл.	17—23 мм дл., лопасти широкие, округлые, слабо расходящиеся, (4) 5—7 мм дл.
Привенчик	До 1 мм дл., из коротких надрезанных на островатые дольки придатков	1—1.5 мм дл., целый или 2—3-надрезанный
Пыльники	До 1 мм дл., округлояйцевидные	1.5—2.2 мм дл., широкоэллиптические
Диаметр пыльцевого зерна, мкм	31.10—39.24	37.92—45.72
Число пор	23—26	26—28
Диаметр пор, мкм	6.38—7.48	7.48—9.24
Расстояние между порами, мкм	5.17—6.60	5.50—6.60
Окантовка пор, мкм	1.65—1.98	1.87—2.09
Толщина экзины, мкм	3.63—3.96	4.18—4.40

Во флоре Таджикистана род *Silene* L. представлен 44 видами. Виды этого рода распространены повсюду — от пустынных предгорий и пояса полусаванн и шибляка до субальпийского и альпийского поясов.

До сих пор *S. karaczukuri* была известна лишь из Китая (Тагдумбаш-Памир, при слиянии рек Кара-Чукур и Илик-Су — сборы Алексеенко) (Шишкин, 1936; Бондаренко, 1971). О. Н. Бондаренко (1971) не признает видовую самостоятельность *S. karaczukuri* и считает ее синонимом *S. pamirensis* (H. Winkl.) Preobr. ex Schischk.

S. karaczukuri входит в состав секции *Auriculatae* Boiss. — одной из интересных секций, в которой П. Н. Овчинников (1968) выделил ряд новых для науки видов.

При анализе морфологических признаков хорошо видна обособленность *S. karaczukuri* от *S. pamirensis* (см. таблицу). Она отличается размерами всего растения, опушением, морфологией листа, прицветников, чашечки, цветка и т. д.

Для обоснования самостоятельности найденной нами *S. karaczukuri* мы провели сравнительное палиноморфологическое исследование пыльцы этих двух видов, которое показало, что их пыльцевые зерна отличаются размерами, числом и размерами пор, расстоянием между ними, толщиной окантовки пор, толщиной экзины и рисунком поверхности (см. таблицу). Кроме того, пыльцевые зерна *S. karaczukuri* не показывают признаков гибридогенного происхождения, прежде всего наличия высокого процента стерильных и аномальных зерен: они имеют постоянные размеры, апертуры их ярко выражены, толщина экзины колеблется незначительно, рисунок поверхности сетчатый.

На основе измерений диаметра пыльцевых зерен составлен график (см. рисунок), из которого видно, что *S. karaczukuri* имеет самостоятельную размерную кривую, лишь в нижних пределах перекрещивающую размерную кривую *S. pamirensis*, что еще раз доказывает самостоятельность данного вида.

Таким образом, результаты палиноморфологического исследования, выраженные морфологические отличия вегетативных и генеративных органов этих двух видов свидетельствуют о видовой самостоятельности *S. karaczukuri*.

В заключение приводим таксономическую цитату по найденному виду: *Silene karaczukuri* B. Fedtsch. 1909, Тр. Петерб. бот. сада, 28, 3 : 469; Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 671; Овч. 1968, Фл. ТаджССР, 3 : 565. — *S. pamirensis* auct. non Preobr. ex Schischk.: Бонд. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 277, p. p.

ЛИТЕРАТУРА

Бондаренко О. Н. Род смолевка — *Silene* L. — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. 2. Ташкент: Фан, 1971, с. 253—277. — *Овчинников П. Н.* Род смолевка — *Silene* L. — В кн.: Флора Таджикской ССР. Т. 3. Л.: Наука, 1968, с. 512—576. - *Шишкин Б. С.* Род смолевка — *Silene* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 596—591.

Отдел охраны и рационального использования
природных ресурсов АН ТаджССР,
Институт ботаники АН ТаджССР,
Душанбе.

Получено 7 IV 1986.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.753 (47+57) : 582.34 : 351.777.8

Т. А. Парибок, Н. А. Сазыкина,
В. Н. Топорский, Т. И. Николаева

НАКОПЛЕНИЕ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ У НАПОЧВЕННЫХ МХОВ В ГОРОДЕ

T. A. PARIBOK, N. A. SAZYKINA, V. N. TOPORSKY,
T. I. NIKOLAYEVA. THE ACCUMULATION OF CHEMICAL ELEMENTS
BY URBAN TERRESTRIAL MOSSES

Изучено содержание 12 химических элементов у напочвенных мхов, произрастающих в парках крупного города и в контрольном фоновом парке. Накопление Cu, Ni, Zn, Cd, Pb, Fe, Zr, Sr и Ca у мхов в городских парках было увеличено. Не выявлено значительных видовых различий в накоплении элементов исследованными мхами.

Мхи находят все более широкое применение как биоиндикаторы загрязнения атмосферного воздуха химическими элементами, в особенности тяжелыми металлами. По химическому составу этих растений оценивают региональное выпадение металлов на больших территориях (Rühling, Tyler, 1973, 1984; Groet, 1976; Herrmann, 1976; Moss analyses. . ., 1983, Percy, 1983 и др.). Мхи используют также для оценки локального загрязнения в городах (Lötschert et. al., 1975; Andersen et al., 1978; Herrmann, Hübner, 1984, и др.), вокруг индустриальных центров и промышленных предприятий (Burkitt et al., 1972; LeBlanc et al., 1974; Folkeson, 1981a, и др.).

Целью настоящей работы было определить накопление 12 химических элементов у напочвенных мхов, произрастающих в парках крупного города, и сравнить их как биоиндикаторы.

Материалы и методика

Исследование проводили в подзоне южной тайги. Пробы мхов отбирали в контрольном фоновом парке I на расстоянии 40 км от крупного города и на его территории в опытных парках II—V. Объектами исследований служили в основном 4 вида напочвенных мхов: *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst., *Brachythecium mildeanum* (Schimp.) Milde, *B. rivulare* B. S. G. и *Ciriphyllum piliferum* (Hedw.) B. S. G., а также *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. и *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T. Kop. Мхи отбирали преимущественно на открытых пространствах, чтобы избежать влияния осадков, прошедших через кроны деревьев. Сборы были сделаны в мае 1979 г.

Для анализа использовали зеленые части побегов, из которых тщательно выбирали посторонние включения. Мхи, особенно в опытных парках, были сильно загрязнены почвенными частицами. Чтобы уменьшить это загрязнение, пробы быстро промывали холодным 96° этанолом, обсушивали в токе воздуха и отряхивали. Озоление проводили при температуре 450°. Содержание металлов в золе определяли, как и ранее (Парибок и др., 1985), методами атомно-абсорбционной спектрофотометрии на ААС Перкин—Элмер-503 и рентгеноспектрального флуоресцентного анализа на отечественном спектрометре ФРС-2.

Результаты и обсуждение

Содержание золы и концентрация Sr, Cu, Ni, Zn, Cd, Pb, Fe и Zr у исследованных видов мхов в городских парках II—V были больше, чем в контрольном фоновом I (табл. 1). Содержание Zn было высоким в парках III и V, Pb — особенно в парке IV, Cd — в парках IV и V, Cu и Ni — особенно в парке V. Эти различия между парками отражают влияние местных промышленных источников и автомобильного транспорта. Содержание Sr в парках II—V было увеличено по сравнению с контролем. При этом уровень Sr во мхах в опытных парках был примерно одинаковым. Это, видимо, отражает довольно равномерное рассеяние Sr на обследованной территории в результате сжигания ископаемого топлива. Повышенная концентрация Fe и Zr у мхов в опытных парках скорее всего связана с загрязнением почвенными частицами. Содержание K и Mn у мхов в городских парках было таким же, как в контрольном, а Ca и Mg заметно возрастало в парках III—V, что соответствовало увеличению содержания золы, Fe и Zr во мхах в этих же местообитаниях.

В пределах каждого парка содержание химических элементов у разных видов мхов было довольно близким, за небольшим исключением. Так, в парке I у *R. triquetrus* понижено содержание золы, а также Ca, Fe, и Zr по сравнению с остальными видами. То же выявлено у *P. ellipticum* в парке II. У *R. squarrosus* в парке IV отмечено более высокое содержание Cd и Pb, а в парке V — Cu и Ni, чем в сравниваемых с ним видах. Эти результаты могут быть связаны как с видовыми особенностями, так и с различиями в микроместообитаниях.

Накопление химических элементов отдельными видами мхов в городских парках характеризовали коэффициентами аккумуляции $K_а$, относя содержание данного элемента в пробе мхов из парков II—V к содержанию его у мхов в контрольном парке I (см. рисунок). Для близких друг к другу видов *B. mildeanum* и *B. rivulare*, а также для *C. piliferum* получены практически одинаковые значения $K_а$ исследованных химических элементов. Для *R. squarrosus* найдены более высокие значения величины $K_а$ для некоторых химических элементов, особенно Zn, Cd, Pb, Cu и Ni в парке V. Это, вероятно, связано с тем, что данный вид образовал более густую дернину, что способствовало удерживанию частиц и растворов.

Общим показателем (индексом) загрязнения парков химическими элементами служит сумма коэффициентов аккумуляции химических элементов ($\Sigma K_а$) для данного парка, позволяющая количественно оценить загрязнение. Такой общий показатель был рассчитан для 6 химических элементов: Sr и тяжелых металлов Cu, Ni, Zn, Cd и Pb. Величины индекса загрязнения, полученные по средним значениям $K_а$ для 3 видов — *B. mildeanum*, *B. rivulare*, *C. piliferum*, — составляли: парк II — 16.0, парк III — 18.1, парк IV — 20.6 и парк V — 36.2; для *R. squarrosus* соответственно 18.0, 23.2, 23.3 и 51.6. Мох *R. squarrosus*, отличаясь более пышным ростом в парке V, оказался в этом местообитании и более эффективным накопителем химических элементов. Итак, в городских парках у мхов увеличено содержание Sr, Zn, Cd, Pb, Cu, Ni, а также Fe и Zr. Среди изученных тяжелых металлов только содержание Mn у мхов не изменялось (см. рисунок).

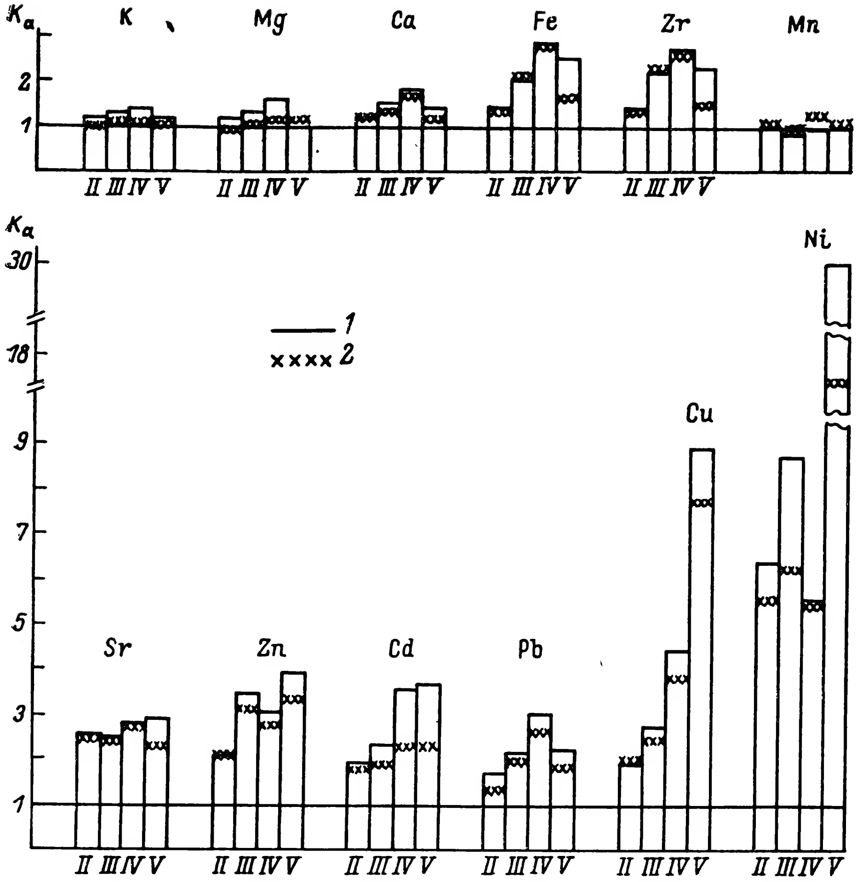
Определение Cu, Ni, Pb и Sr в верхнем горизонте почв выявило повышенное содержание этих элементов в опытных парках по сравнению с контрольным. При этом содержание Cu и Ni в почве было увеличено особенно в парке V, Pb — в парках IV и V, что отмечено и для мхов (табл. 1). Содержание Sr в почвах, как и во мхах, в разных городских парках по сравнению с контрольным возрастало примерно одинаково. Таким образом, повышенное накопление Cu, Ni, Pb и Sr во мхах соответствовало повышенному содержанию этих элементов в почвах. Между содержанием Fe и Zr в пробах мхов и почв такой связи не обнаружено: мхи в городских парках содержали больше Fe и Zr, чем в контрольном, тогда как почвы разных парков не различались по концентрации этих элементов.

Вероятно, повышенное содержание Fe и Zr у мхов в обследованных парках более всего связано с загрязнением растительных проб почвенными частицами. Содержание Fe и Zr в почвах в среднем составило 19 400 и 230 мг/кг сухой почвы соответственно, т. е. было намного больше, чем у мхов (табл. 1). По визуальной

ТАБЛИЦА 1

Содержание химических элементов у мхов в контрольном и городских парках (мкг/г сухого вещества)

Парк	Вид	Зола, %	K	Mg	Ca	Sr	Cu	Ni	Zn	Cd	Pb	Fe	Zr	Mn
I	*Rhytidiadelphus squarrosus*	6.98	7960	1610	5930	25.1	10.5	4.4	78	0.31	21.7	838	9.8	139
	R. triquetrus	5.88	6700	1500	4980	24.1	11.2	4.6	76	0.30	19.4	706	7.6	148
	Brachythecium mildeanum	8.24	9910	1940	5880	26.8	9.9	4.8	84	0.33	16.8	833	9.2	99
	B. rivulare	7.95	9620	1860	5550	27.0	9.5	5.0	91	0.32	15.9	793	9.8	101
	Ciriphyllum piliferum	8.34	9590	1750	6160	27.5	9.2	5.5	90	0.33	18.3	995	11.8	144
II	*Rhytidiadelphus squarrosus*	10.8	9840	1940	6480	64.8	32.8	28.8	165	0.62	35.6	1150	13.8	122
	Brachythecium mildeanum	9.32	10000	1820	6050	67.0	31.7	27.8	186	0.56	25.5	1180	13.4	107
	B. rivulare	8.50	9860	1790	6370	64.6	26.4	26.6	194	0.60	21.7	1020	14.2	98
	Ciriphyllum piliferum	7.96	9630	1870	5920	68.9	28.7	32.9	177	0.52	23.7	1040	11.5	128
	Plagiomnium ellipticum	7.63	9610	1450	4880	58.6	23.6	26.7	177	0.61	22.7	763	10.8	84
III	*Rhytidiadelphus squarrosus*	10.8	10100	2040	8640	62.6	39.5	38.9	276	0.76	45.4	1730	21.8	114
	Brachythecium mildeanum	10.1	10400	2070	7590	61.6	34.3	30.2	269	0.61	33.3	1820	22.3	111
	B. rivulare	10.1	10600	1920	7070	67.7	33.5	31.3	275	0.61	31.3	1720	21.4	103
IV	*Rhytidiadelphus squarrosus*	12.2	10 700	2380	10400	73.2	57.3	25.2	244	0.98	65.9	2320	23.8	140
	Brachythecium rivulare	11.2	10600	2020	8960	75.0	47.0	25.1	251	0.78	42.6	2130	25.6	118
V	*Rhytidiadelphus squarrosus*	9.88	9400	1850	8400	74.1	94.8	132.0	316	0.99	49.4	2080	21.5	143
	Ciriphyllum piliferum	9.33	9560	2140	7460	62.6	71.8	98.8	303	0.80	35.5	1490	16.7	123



Коэффициенты аккумуляции $K_а$ химических элементов для мхов в городских парках II—V. *1* — $K_а$ для *Rhytidiadelphus squarrosus*, *2* — среднее значение $K_а$ для 3 видов мхов: *Brachythecium mildeanum*, *B. rivulare* и *Cirphyllum piliferum*.

оценке, загрязнение мхов в обследованных парках увеличивалось в следующем ряду: $I < II < III \approx V < IV$. Этому же ряду соответствовало увеличение содержания золы, Ca, Fe и Zr в пробах мхов. Величина отношения Fe/Zr в пробах мхов из контрольного и городского парков достоверно не различалась и составляла в среднем 86.1. Величина Fe/Zr для почв равнялась в среднем 84.3, т. е. была такой же, как для мхов. Все это свидетельствует в пользу того. что повышенное содержание Fe и Zr у мхов в городских парках вызвано почвенным загрязнением.

Для оценки загрязнения растительных проб почвенными частицами используют содержание Ti в растениях, поскольку концентрация этого элемента в почвах намного больше, чем в растениях (Mitchell, 1960; Shacklette, 1965; Nieboer et al., 1978). Как показывают приведенные результаты, для этих же целей можно использовать и данные о содержании Zr. Оба элемента находятся в почвах в количествах, сильно превышающих их содержание в растениях, и в малодоступной растениям форме.

Содержание золы у мхов в опытных парках было больше, чем в контрольном. Найдена высокая положительная корреляция между содержанием золы в пробах мхов и содержанием в них следующих элементов: Fe, Zr, Ca, Mg, Pb, Cd, Sr и Zn (табл. 2). Достоверная корреляция обнаружена также между содержанием Fe или Zr в пробах мхов и содержанием в них элементов Ca, Mg, Pb, Cd, Sr и Zn. Эти данные, вероятно, свидетельствуют в пользу того, что значительные количества перечисленных выше элементов в пробах мхов почвенного происхождения. В свою очередь повышенное содержание ряда элементов в верхнем горизонте почв вызвано осаждением их из атмосферного воздуха.

ТАБЛИЦА 2

Коэффициенты корреляции (r) между содержанием золы и содержанием химических элементов у мхов

	Fe	Zr	Ca	Mg	Pb	Cd	Sr	Zn	Cu	Ni	K	Mn
Зола	0.86	0.86	0.88	0.86	0.82	0.78	0.73	0.72	0.60	0.32	0.33	0.01
Fe	1.00	0.83	0.95	0.73	0.90	0.88	0.71	0.83	0.77	0.51	0.31	0.20
Zr	0.83	1.00	0.91	0.70	0.84	0.84	0.74	0.74	0.70	0.44	0.36	0.03

Примечание. Для $n=17$ и $P=0.001$ критическое значение $r=0.7246$.

Низкие значения коэффициента корреляции r в случае Cu и Ni объясняются, видимо, большими различиями в содержании Cu и Ni у мхов в опытных парках. Возможно, что эти элементы в большей мере, чем названные выше, накапливались мхами непосредственно из атмосферных выпадений, чем с почвенной пылью. Установлено, что мхи способны количественно поглощать Cu и Ni из разбавленных растворов (Rühling, Tyler, 1970). Не выявлено корреляции между содержанием золы, Fe и Zr у мхов, с одной стороны, и содержанием в них K и Mn — с другой. Эти 2 последних элемента слабо связываются в тканях мхов, могут легко вымываться или вытесняться катионами других металлов.

Итак, результаты исследования показали, что мхи в городских парках накапливают достоверно больше Ca, Sr, Pb, Cu, Ni, Zn, Cd, Fe и Zr, чем в контрольном парке (табл. 3). Повышенное содержание Cu, Ni, Zn, Cd, Pb и Sr у мхов в городе отражало влияние местных промышленных источников и автомобильного транспорта, тогда как накопление Ca, Fe и Zr происходило, скорее всего, за счет почвенного загрязнения. Содержание K, Mg и Mn у мхов из контрольного и городских парков достоверно не различалось.

ТАБЛИЦА 3

Среднее содержание химических элементов (мкг/сухого вещества) у мхов в контрольном и городских парках (M±m)

	Парки		Критерий значимости	K_a
	контрольный	городские		
K	8756±618	10025±613	0.05	1.1
Mg	1732±80	1941±65	>0.05	1.1
Ca	5700±296	7352±447	0.01	1.3
Sr	26.1±0.64	66.7±5.0	<0.001	2.6
Pb	18.4±1.0	36.0±3.8	<0.001	2.0
Cu	10.1±0.4	43.5±6.2	<0.01	4.3
Ni	4.9±0.19	43.7±9.9	0.001	8.9
Zn	84±3	236±15	<0.001	2.8
Cd	0.32±0.006	0.70±0.046	<0.001	2.2
Fe	833±47	1537±146	<0.001	1.9
Zr	9.6±0.66	18.0±1.5	<0.001	1.9
Mn	126±11	116±12	>0.05	0.9
Зола	7.48±0.46	9.82±0.39	0.001	1.3

Концентрация K у мхов в разных парках была весьма близкой, мало меняясь в зависимости от вида или местообитания (табл. 1). Это, возможно, связано с тем, что K находится в тканях мхов, как и сосудистых растений, преимущественно в ионной форме, весьма подвижен и может вымываться из тканей.

Содержание Mn у мхов из контрольного и опытных парков было одинаковым (табл. 3). Концентрация Mn у разных видов мхов в одном и том же местообитании варьировала больше, чем концентрация остальных изученных элементов (см. парки I и II, табл. 1). Такой результат, по-видимому, связан с различиями в микроусловиях произрастания мхов, которые могут сильно сказываться на содержании этого элемента. Известно также, что Mn непрочно связывается тканями мхов по сравнению с другими тяжелыми металлами, может замещаться ими и вымываться кислыми дождями.

Содержание металлов у мхов, обнаруженное нами в городских парках, невелико по сравнению с тем, которое выявлено у этих растений вблизи металлургических предприятий (Burkitt et al., 1972; LeBlanc et al., 1974; Folkeson, 1981b; Bengston et al., 1982, и др.). Такое количество металлов, видимо, не оказывало вредного влияния на мхи, тем более что металлы, связанные с мхами, частично находятся в форме поверхностных отложений, т. е. за пределами клеточного содержимого. К сожалению, мало известно о том, какое содержание металлов у естественно растущих мхов ведет к нарушению их жизнедеятельности. По данным (Folkeson, 1981b; Bengston et al., 1982), содержание Cu и Zn в тканях лесного мха *Hylocomium splendens* Hedw. B. S. G., превышающее в 10—17 раз региональное фоновое содержание этих металлов у данного мха, близко к порогу выживаемости этого вида.

Итак, результаты показали, что исследованные виды напочвенных мхов можно использовать для оценки невысокого уровня загрязнения среды тяжелыми металлами — Zn, Cd, Pb, Cu и Ni, — а также Sr. Они малопригодны для выявления атмосферного загрязнения Fe и Zr, поскольку содержание этих элементов в почвах обычно много больше, чем в растениях. Не обнаружено существенных различий в накоплении химических элементов изученными видами мхов.

ЛИТЕРАТУРА

Парибок Т. А., *Сазыкина Н. А.*, *Золотарева Б. Н.*, *Топорский В. Н.* Содержание химических элементов в разновозрастных частях побега напочвенных мхов. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 2, с. 241—249. — *Andersen A.*, *Hovmand M. F.*, *Johnsen I.* Atmospheric heavy metal deposition in the Copenhagen area. — Environ Pollut., 1978, vol. 17, N 1, p. 133—152. — *Bengston C.*, *Folkeson L.*, *Göransson A.* Growth reduction and branching frequency in *Hylocomium splendens* near a foundry emitting copper and zinc. — Lindbergia, 1982, vol. 8, N 3, p. 129—138. — *Burkitt A.*, *Lester P.*, *Nickless G.* Distribution of heavy metals in the vicinity of an industrial complex. — Nature, 1972, vol. 238, N 5363, p. 327—328. — *Folkeson L.* Heavy-metal accumulation in the moss *Pleurozium schreberi* in the surroundings of two peat-fired power plants in Finland. — An. Bot. Fen., 1981a, vol. 18, N 3, p. 245—253. — *Folkeson L.* Impact of air-borne copper and zinc pollution on lichen and bryophyte vegetation near a brass foundry. — Silva Fen., 1981b, vol. 15, N 4, p. 446—449. — *Groet S. S.* Regional and local variations in heavy metal concentrations of bryophytes in the north-eastern United States. — Oikos, 1976, vol. 27, N 3, p. 445—456. — *Herrmann R.* Modellvorstellungen zur räumlichen verteilung von Spurenmetallverunreinigungen in der Bundesrepublik Deutschland, angezeigt durch den Metallgehalt in epiphytischen Moosen. — Erkunde, 1976, Bd 30, N 4, S. 241—253. — *Herrmann R.*, *Hübner D.* Concentrations of micropollutants (PAH, chlorinated hydrocarbons and trace metals) in the moss *Hypnum cupressiforme* in and around a small industrial town in Southern Finland. — An. Bot. Fen., 1984, vol. 21, N 4, p. 337—342. — *LeBlanc F.*, *Robitaille G.*, *Rao D. N.* Biological response of lichens and bryophites to environmental pollution in the Murdochville copper mine area, Quebec. — J. Hattori Bot. Lab., 1974, N 38, p. 405—433. — *Lötschert W.*, *Wandtner R.*, *Hiller H.* Schwermetallanreicherung bei Bodenmoosen in Immissionsgebieten. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1975, Bd 88, Hf 3, S. 419—431. — *Mitchell R. L.* Contamination problems in soil and plant analysis. — J. Sci. Food Agr., 1960, vol. 11, N 10, p. 553—560. — *Moss* analyses used as a means of surveying the atmospheric heavy-metal deposition in Sweden, Denmark and Greenland in 1980. Statens naturvårdsverk PM 1670. Stockholm, 1983. 44 p. — *Nieboer E.*, *Richardson D. H. S.*, *Tomassini F. D.* Mineral uptake and release by lichens: an overview. — Bryologist, 1978, vol. 81, N 2, p. 226—246. — *Percy K. E.* Heavy metal and sulphur concentrations in *Sphagnum magellanicum* Brid. in the Maritime Provinces, Canada. — Water, Air and Soil Pollut., 1983, vol. 19, N 4, p. 341—349. — *Rülling Å.*, *Tyler G.* Sorption and retention of heavy metals in wood-land moss *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br. et Sch. — Oikos, 1970, vol. 21, N 1, p. 92—97. — *Rühling Å.*, *Tyler G.* Heavy metal deposition in Scandinavia. — Water, Air and Soil Pollut., 1973, vol. 2, N 4, p. 445—455. — *Rühling Å.*, *Tyler G.* Recent changes in the deposition of heavy metals in northern Europe. — Water, Air and Soil Pollut., 1984, vol. 22, N 2, p. 173—180. — *Shacklette H. T.* Element content of Bryophytes. — Geol. Survey Bul., 1965, N 1198—D, p. 1—21.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 XI 1986.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 58 (47+57)

К СТОЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ БОРИСА КОНСТАНТИНОВИЧА ШИШКИНА

(1 V 1886—21 III 1963)

V. I. GRUBOV. ON THE CENTENARY FROM THE BIRTH OF BORIS KONSTANTINOVICH SHISHKIN (MAY, 1, 1886—MARCH, 21, 1963)

Б. К. Шишкин родился в слободе Кукарке Вятской губ. (ныне г. Советск Кировской обл.) в семье учителя. В 1906 г. поступил на медицинский факультет Томского университета, где преподавали такие выдающиеся ботаники, как П. Н. Крылов и В. В. Сапожников. Сапожников наследовал кафедру ботаники от С. И. Коржинского, избранного в 1893 г. академиком и переехавшего затем в Петербург. В период обучения Б. К. в Томском университете было всего два факультета — медицинский и юридический; университет возглавлял Сапожников.

Медицинский факультет давал широкое образование в области естественных наук, и кафедра ботаники в Томском университете при таких профессорах-ботаниках, как Сапожников и Крылов, играла видную роль и имела широкую популярность и авторитет на факультете. Сапожников был блестящим лектором, разносторонним ученым и страстным путешественником. Крылов обладал удивительным даром привлекать к себе молодежь, вокруг него образовался «Кружок молодых ботаников» — энтузиастов науки, в котором активно участвовали студенты не только университета, но и Томского технологического института, а также слушательницы Высших женских курсов. Неудивительно, что многие студенты увлеклись ботаникой и для некоторых из них, в том числе и для Б. К., она стала профессией.

Первая серьезная студенческая работа Б. К. была природоведческой. Летом 1907 г. он с группой студентов-медиков проводил исследования ряда озер и природных условий района в б. Минусинском уезде в бальнеологическом отношении. Изучали при этом и растительный мир. Отчет Б. К. об исследованиях был опубликован в 1911 г. в «Известиях Томского университета» и удостоен золотой медали медицинского факультета. Последующие два летних полевых сезона (1908 и 1909 гг.) он провел в Урянхайском крае (ныне Тувинская автономная область), результатом чего явились «Материал к флоре Урянхайской земли» и солидный отчет «Очерки Урянхайской земли». «Материал» представляет собой первый список флоры этой территории, включающий 306 видов высших растений, оперативно подготовленный и уже в 1909 г. изданный в «Известиях Томского университета». Этот список — первая научная публикация Б. К. Опубликованные спустя пять лет в «Известиях Томского университета» «Очерки» содержали список уже из 900 видов урянхайской флоры, который на протяжении 40 лет был основным источником сведений о ней.

В 1911 г. Б. К. окончил медицинский факультет, получив диплом врача, но продолжил экспедиционные исследования как ботаник. В том же году он путешествовал по Алтаю, р. Б. Чернь и Телецкому озеру. Все эти экскурсии проводились в общем плане работ томских ботаников по изучению своего края под руководством Сапожникова. И в следующие 1912—1914 гг. Б. К. по предложению Сапожникова принял участие и стал его правой рукой в ботанических исследованиях б. Семиреченской обл. для Переселенческого управления (Киргизский Алатау, Центральный Тянь-Шань — с заездом на китайскую территорию до Кашгара, оз. Балхаш, р. Черный Иртыш и оз. Зайсан, хребты Тарбагатай и Саур). Результаты этой экспедиции опубликованы (совместно с Сапожниковым) в двух «Предварительных отчетах о ботанических исследованиях в Сибири и Туркестане» (1913, 1914) и в «Растительности Зайсанского уезда» (1918). Были собраны богатейшие и очень интересные гербарные коллекции, которые хранятся отчасти и в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Начавшаяся первая мировая война прервала эти работы. Б. К. был призван на службу в армию как военный врач и отправлен на Кавказский фронт. Но и здесь он использует каждую возможность для изучения местной флоры. В 1915 г. коллекционирует растения в окрестностях Еревана и Ново-Баязета, в 1916 г. вместе с Сапожниковым, приехавшим в Закавказье, изучает флору и растительность Турецкой Армении, а в 1917 г. обследует Турецкий Лазистан, очень мало известный до того ботаникам. Помимо ценнейших коллекций, результатом явилась серия интересных работ, публиковавшихся с 1917 по 1930 гг. в разных изданиях.

После Октябрьской революции и окончания войны Б. К. получил приглашение на работу в Кавказский музей (ныне Музей Грузии), тогда широкоизвестный и авторитетный научный центр в Тифлисе, в качестве ботаника и занялся флористическими исследованиями Кавказа вместе с такими учеными, как А. А. Гроссгейм, Ю. Н. Воронов, Д. И. Сосновский, Н. А. Троицкий, А. Б. Шелковников. Из числа работ, выполненных Б. К. за этот период, следует упомянуть две наиболее крупные — «Флору Тифлиса», ч. 1 (1925), написанную совместно с Гроссгеймом и Сосновским, и 16 выпусков «Planta orientalis exiccatae» (1924, 1928), изданных вместе с Гроссгеймом. На Кавказе определились основные интересы и устремления Б. К. как ботаника — это флористика и таксономия гвоздичных и зонтичных, которыми он занимался потом до конца жизни. Одновременно он вел в Тифлисе и педагогическую работу.

В 1925 г. Б. К. получил приглашение из Томского университета занять место его скончавшегося учителя Сапожникова на кафедре ботаники. Возвратившись в Томск, он (наряду с преподавательской деятельностью и руководством кафедрой) включился вновь в флористические исследования Сибири, которые здесь велись под руководством Крылова, создателя семитомной «Флоры Алтая и Томской губернии».

Разрабатывается программа и начинается составление фундаментальной и критической «Флоры Западной Сибири», более широкой и полной, чем взятая за ее основу «Флора Алтая и Томской губернии», с учетом всех новых флористических данных. Первый ее том вышел в 1927 г., а последний (11-й) — в 1946 г. Только т. 1—4 «Флоры» были опубликованы при жизни ее инициатора Крылова и под его редакцией, а все последующие издавались его ученицей и соратницей Л. П. Сергиевской уже под редакцией Б. К. Шишкина. «Флора Западной Сибири» широко известна ботаникам не только нашей страны, но и зарубежным и заслуженно считается лучшей из региональных «Флор» СССР. Тогда же было основано специальное таксономическое издание — «Систематические заметки по материалам Гербария Томского университета», в составлении которого Б. К. принимал активное участие, а затем в 1937 г. стал его редактором. В 1928 г. Б. К. был командирован Томским университетом за рубеж — побывал в крупнейших Гербариях Германии, Швейцарии, Франции и совершил экскурсию в Алжир.

К этому времени имя Б. К. Шишкина как систематика и флориста становится широкоизвестным и авторитетным среди ботаников, и в 1930 г. академик В. Л. Комаров приглашает его на должность старшего ботаника Ботанического музея АН СССР в Ленинграде вместо скончавшегося известнейшего флориста и систематика, хранителя Гербария Д. И. Литвинова.

В 1932 г. после фактического слияния Ботанического музея и Главного ботанического сада в единый Ботанический институт АН СССР Б. К. становится старшим ботаником отдела систематики и географии высших растений и заместителем заведующего этим отделом академика Комарова, в то время вице-президента АН СССР. Вся дальнейшая жизнь и деятельность Б. К. неразрывно связана с Ботаническим институтом АН СССР и его трудами, в первую очередь с «Флорой СССР», активнейшим участником создания которой, а вскоре и заместителем ее главного редактора (Комарова) он становится.

В 1934 г. Б. К. присуждается ученая степень доктора биологических наук без защиты диссертации. В 1936 г. он стал профессором кафедры ботаники в Ленинградском государственном университете и преподавал там до начала Великой Отечественной войны, читая курсы по систематике высших растений. В 1938 г. он назначается директором Ботанического института АН СССР, а в 1943 г. избирается членом-корреспондентом АН СССР. На директорском посту Б. К. пробыл 11 лет, причем эти годы были самыми трудными в истории института. Сначала необоснованные репрессии против интеллигенции и утрата ряда активных сотрудников института, потом война — трудная эвакуация большей части научного коллектива в Казань, блокада Ленинграда, разрушение хозяйства института и оранжерей с их бесценными коллекциями живых растений, гибель многих квалифицированных специалистов, затем долгий период возрождения института и, наконец, «лысенковщина», которая нанесла немалые моральные и научные потери.

Тем не менее институт работал, выходили том за томом «Флора СССР» и серии его «Трудов», «Ботанические материалы Гербария» и др. Мало того, институт разрастался, расширялась его научная тематика, готовились через аспирантуру новые кадры. Еще до войны образовалась лаборатория палеоботаники под руководством И. В. Палибина, а в самые тяжелые годы войны в эвакуации сформировалась лаборатория анатомии и морфологии растений под руководством В. Г. Александрова. Вначале эти лаборатории существовали в составе отдела систематики и географии растений и свою научную продукцию публиковали в его «Трудах» (серия «Флора и систематика») под редакцией Б. К., а позднее основали свои серии «Трудов» — «Палеоботаника» и «Морфология и анатомия растений». Число серий «Трудов» БИНа достигло семи.

В 1945 г. Б. К. возглавил после кончины Комарова отдел систематики и географии растений, а вместе с этим он стал и главным редактором (с 14-го тома) «Флоры СССР». Заведующим отделом и главным редактором «Флоры» он оставался до конца своих дней. Тома 28-й и 29-й вышли уже после его смерти. Из 30 томов «Флоры» 23 изданы под его редакцией. Одновременно Б. К. был и одним из ведущих авторов «Флоры». Ему принадлежат обработки таких крупных семейств, как гвоздичные (6-й том) и зонтичные (т. 25 и 26), родов *Senecio*, *Taraxacum* и многих других. Всего Б. К. написано для «Флоры» около 100 печ. л. Он описал свыше 200 новых видов, несколько новых родов, установил множество внутриродовых подразделений, внес изменения в существовавшие системы зонтичных и гвоздичных. Б. К. редактировал также «Ботанические материалы Гербария» с 7-го по 22-й том (1937—1963). Кроме того, он участвовал в составлении и был редактором четырехтомной флоры «Сорные растения СССР», ряда региональных «Флор» («Флоры Туркмении», «Флоры Киргизии», «Флоры Белоруссии»), 7-го издания популярной «Флоры средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского и др. Он был редактором журнала «Советская ботаника» с 1938 по 1945 г., при этом редактором превосходным: у него был очень цепкий глаз и он моментально замечал на страницах текста опечатки, неудачные выражения и непоследовательность.

В списке публикаций Б. К. насчитывается около 200 работ. Подавляющая их часть посвящена флористике и систематике растений, но есть среди них и работы по вопросам ботанической географии, интродукции растений, использованию растительных ресурсов, популяризации ботаники, которыми он также интересовался.

Научно-организационная деятельность Б. К. не замыкалась на Ботаническом институте. Он участвовал в организации в 1932 г. Казахстанского филиала АН СССР (теперь АН КазССР) и возглавлял до 1936 г. его Ботанический сектор, в 1944 г. — в организации Западно-Сибирского филиала (ныне СО АН СССР), а в 1946 г. — Молдавской базы АН (теперь АН МССР). Ботаники наших республик всегда находили у него помощь и поддержку.

Ведя огромную научную, научно-организационную, педагогическую и административную работу в Ленинграде, Б. К. не порывал свои научные связи с Томским университетом: при его участии в составлении, а с 5-го тома и редактировании вышли все 12 томов «Флоры Западной Сибири» Крылова. Вторая часть последнего, дополнительного 12-го тома, составленного Сергиевской, вышла уже после кончины Б. К. в 1964 г. Продолжал он и редактирование томских «Систематических заметок».

Б. К. участвовал более чем в двух десятках экспедиций и собрал около 30 000 гербарных листов, хранящихся в Томске, Тбилиси, Ленинграде.

Имя Б. К. Шишкина широко известно не только в нашей стране, но и за рубежом. Он был вице-президентом ВБО, членом Французского ботанического общества, Национального географического общества США, консультантом Редакционного комитета «Flora Europaea», входил в состав Международной номенклатурной комиссии.

Известность и авторитет Б. К. наглядно проявляются в названиях растений, носящих его имя (более 20 видов). Его заслуги в науке высоко оценены правительством — он был награжден двумя орденами Трудового Красного Знамени и медалями.

Б. К. был очень скромным и добрым человеком, мягким и деликатным в обращении, доброжелательным и отзывчивым. Он никогда не раздражался и не повышал голоса, не говорил назидательным тоном, всегда был готов помочь людям и советом, и делом. Б. К. прекрасно знал ботаническую литературу и советы его всегда были очень ценны.

В. И. Грубов.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IX 1986.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941.002.01 : 634.94 (439)

Ecology of an oak forest in Hungary. Results of «Sikfökut project». 1. Structure, primary production and mineral cycling / Ed. by P. Jakucs. — Budapest: Akademian Kiado, 1985. 546 p. (Экология дубового леса в Венгрии. Результаты проекта «Сикфёкут». 1. Структура, первичная продукция и циклы минеральных элементов. 1985)

V. I. VASILEVICH. (*A REVIEW*)

Эти исследования были организованы Институтом ботаники университета Л. Кошута в г. Дебрецене (в настоящее время — Институт экологии). Работы были начаты в 1972 г. и включены в Международную программу «Человек и биосфера». В них приняли участие сотрудники 23 учреждений Венгрии.

Для исследований был выбран участок леса площадью 1 га в 6 км от г. Егер, относящийся к одной из самых широко распространенных лесных ассоциаций нижнего пояса гор Венгрии — Quercetum petraeae-cerris. Эта климаксовая ассоциация относится к кл. Quercetea pubescenti-petraeae и союзу Potentillo—Quercion petraeae. Для характеристики участка было сделано 10 геоботанических описаний на площадках 20×20 м. Видовой состав проанализирован по соотношению географических элементов, жизненных форм и экологических групп. Оказалось, что европейские и евразиатские виды, составляющие 53 % видового состава этого леса, в среднем более требовательны к теплу, чем виды европейских широколиственных лесов, несколько сухолюбивы и свидетельствуют о нейтральной реакции почвы.

На этом участке дубового леса провели детальнейшие стационарные исследования и определили большое число показателей, характеризующих разные стороны структуры, продуктивности и круговорота веществ. Все эти работы выполнены очень тщательно, с достаточно большим числом повторностей. Авторов можно лишь упрекнуть в пристрастии к слишком точной записи результатов. Так, например, фитомасса корней кустарников на 1 га составляет 2256.04 кг. Конечно, ошибка этой величины гораздо больше сотых долей килограмма. Экологические величины обычно имеют точность не более двух знаков, и по правилам записи величин ее следовало бы представить как 2300 кг, или 23×10^2 кг. Такие числа легче воспринять и запомнить.

Так как итоги этих исследований выражаются прежде всего в наборе количественных показателей, то следует привести основные полученные величины. Были проведены детальные наблюдения над микроклиматом и радиационным режимом над и под пологом леса. Летом под полог леса проникает 21 % солнечной радиации, на поверхности почвы — 5.4 %. Индекс листовой поверхности деревьев равен 6.58, кустарников — 1.44, трав — 0.26. Древесный ярус образован *Quercus petraea* (689 экз./га) и *Q. cerris* (127 экз./га). Наиболее обильные виды кустарников *Cornus mas*, *Acer campestre*, *Ligustrum vulgare*. В травяном ярусе доминируют *Poa nemoralis*, *Melica uniflora*, *Carex montana*.

Общая сухая фитомасса деревьев равна 241 т/га, 80 % ее приходятся на *Quercus petraea*; стволовая фитомасса составляет 59, ветви — 26, корни — 13 и листья — 2 %. Прирост стволовой древесины определялся по радиальному приросту ствола с использованием уравнения регрессии диаметра на фитомассу. Прирост древесины рассчитан в 4700 кг/га, из них на корни приходится

650 кг. Этот прирост составляет 2.1 % фитомассы. Продукция листьев деревьев достигает 4400 кг/га, из которой фитофаги потребляют в среднем за год 1350 кг. Листья *Q. cerris* поедаются значительно меньше, чем листья *Q. petraea*. Общая чистая продукция составляет 10 800 кг/га, или 5.2 г/м^2 в день, что очень близко к среднему значению для листопадных лесов умеренной зоны. Опад и отпад древесных пород дают 5840 кг/год на га; более половины годичного прироста возвращается на почву.

Были также определены фитомасса (6540 кг/га) и чистая годичная продукция кустарникового яруса (1700 кг/га), фитомасса травяного яруса и эпифитных мхов. В течение трех лет изучали сезонные изменения площади листьев у видов древесного и кустарникового ярусов, а также вертикальное распределение хлорофилла и каротиноидов. Нашли, что наименьшая концентрация хлорофилла наблюдается в кроне деревьев, она выше в кустарниковом и еще больше в травяном ярусе. Сходную картину дает вертикальное распределение концентрации каротиноидов.

Определяли содержание энергии в автотрофных компонентах леса. Концентрация энергии в обоих видах дуба почти одинакова (19 300 Дж/г). Эта величина ниже в кустарниковом ярусе (18 900) и еще ниже в травяном (18 300), что связано с увеличением зольности растений нижних ярусов. Около 97 % общих запасов энергии автотрофного блока экосистемы сосредоточены в древесном ярусе. Эффективность усвоения ФАР этим лесом составляет 1.9 %.

Детально изучено содержание элементов минерального питания в растениях. У деревьев наиболее высокая концентрация изученных элементов (N, P, K, Mg, Mn, Zn) наблюдается в листьях, наиболее низкая — в стволе. Различные элементы по-разному распределяются в сообществе. Так, например, 97 % Mn концентрируются в годичной продукции древесного яруса, но в ней лишь 54 % всего накопленного железа. Найдено, что значительное количество элементов, особенно Na и K, вымывается дождями из листьев (38 и 27 % соответственно). В травяном ярусе азот наиболее интенсивно накапливается весной, а содержание фосфора в течение вегетационного сезона меняется мало. Максимальное содержание элементов в фитомассе травяного яруса наблюдается в июне.

Исследованы циклы минеральных элементов и воды: перераспределение осадков в древесном ярусе, содержание элементов в воде, прошедшей сквозь кроны и стекающей по стволам, разложение подстилки. С помощью экспериментов по разложению листового опада разных видов в сетках найдено, что опад кустарников разлагается значительно быстрее, чем опад дубов, но скорость разложения со временем падает и становится близкой у разных видов. Уменьшаются и различия в химическом составе опада разных видов. Не было найдено заметного влияния опада одних видов на скорость разложения других. Бактерии играют основную роль в разложении листьев кустарников, но в разложении листьев дубов главное значение имеют грибы. Были также прослежены изменения в составе зольных элементов в ходе разложения опада. Легко теряемые элементы — K, Mg, Na, менее легко теряемые и временно накапливающиеся элементы — Ca, P, N, Zn аккумулируются в опаде Fe и Mn. Динамика элементов в почве была изучена с помощью опытов с лизиметрами. В результате пятилетних исследований найдено, что существует отрицательный баланс для Ca, Mg, Na, Mn, NO_3 и положительный для K, P, S, Cl, N. Авторы монографии считают, что это нарушение баланса связано с загрязнением среды. Конечно, такую возможность отрицать нельзя, но, по-моему, изучение циклов элементов в течение 5 лет совершенно недостаточно, чтобы выяснить, каков их баланс. Вполне возможна определенная цикличность в накоплении и потере элементов, а кроме того, следует учитывать, что содержание любого элемента определяется с большой случайной ошибкой, так как пространственное варьирование концентраций элементов, по-видимому, очень велико. Нужны какие-то иные подходы для установления баланса элементов в экосистемах.

Монография в целом производит очень благоприятное впечатление детальностью и тщательностью исследований. Она содержит много интересных данных, полезных для понимания структуры дубовых лесов и лесов умеренной зоны в целом. Жаль только, что авторы довольно мало сравнивали полученные ими данные с данными о других лесных формациях, что не дает возможности представить место этого дубового леса в общей системе лесов умеренной зоны.

В. И. Василевич.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 IX 1986.

УДК 019.941 : 002.01 : 632.51 (71)

Бот. журн., т. 72, № 7

The Biology of Canadian Weeds. — Ottava, 1984. 415 p. (**Биология сорных растений Канады.** 1984)

I. T. VASILCHENKO. (*A REVIEW*)

Названное сериальное издание организовано по рекомендации Канадского комитета по сорным растениям (Canadian Weeds Committee), ныне преобразованного в Экспертный комитет по сорным растениям (Expert Committee on Weeds).

Рецензируемая книга, опубликованная под редакцией и при участии Gerald A. Mülligan — директора Института биосистематических исследований в Оттаве, представляет собой сборник небольших монографических обзоров, каждый из которых посвящен одному из видов сорных растений (от 33-го вида по 61-й, виды 1—32 были опубликованы ранее — в 1978 г.). Весь сборник построен по единому плану, а именно: 1) для каждого вида прежде всего приводится номенклатурная справка (names) — точное название вида и его местные названия (английское и французское); 2) дается характеристика внутривидового разнообразия (discription and account of variation); 3) отмечается хозяйственное значение (economic importance) — отрицательное (как сорного растения) и положительное (как растения кормового лекарственного и т. п.); 4) указывается географическое распространение (geographical distribution), отраженное на точечных картосхемах с учетом всех известных в Канаде местонахождений данного вида; 5) местообитание (habitat) — в этом разделе дается характеристика экологии вида и его форм и их ассоциирование; 6) справка по истории распространения и основной области нахождения в диком состоянии, вне культурных территорий (history); 7) рост и развитие (growth and development); 8) процессы размножения, в особенности семенного (reproduction); 9) вопросы гибридизации (hybrids); 10) динамика популяций вида (population dinamics); 1) реакция на гербициды и другие химикаты (response to herbicides and other chemicals); 12) реакция на другие воздействия со стороны человека (response to other human manipulations); 13) отношение к паразитам (response to parasites); 14) перечень литературных источников по данному виду. Для каждого вида дается таблица с изображением как общего вида растений, так и деталей (плоды, семена, проростки).

В составлении данного сборника приняли участие 44 автора, многие из которых являются широкоизвестными ботаниками (как например, W. I. Cody, I. J. Passett, G. A. Mülligan и др.). Столь большой авторский коллектив сложился неслучайно — он отвечает задаче разностороннего комплексного изучения сорных растений Канады. Книга издана на хорошей бумаге, с четко подобранными шрифтами и детально выполненными картосхемами, отражающими распространение видов на территории Канады. К сожалению, рисунки растений в ряде случаев плохие.

Выход в свет рецензируемой книги является крупным событием в изучении сорных растений — в комплексном аспекте их роли в жизни человека. Для читателей нашей страны она особенно интересна уже потому, что в числе до 20 000 видов нашей флоры имеется не менее 10 % сорных растений (в широком смысле слова). Однако какого-либо центра, организующего комплексное изучение сорных растений (после ликвидации такого центра, возглавлявшегося в свое время А. И. Мальцевым), у нас нет.

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 VIII 1986.

УДК 019.941 : 002.01 : 633.2.03 (571.54)

Бот. журн., т. 72, № 7

К. И. Осипов. Луга Северного Забайкалья. — Новосибирск: Наука, 1985. 136 с. Т. 850 экз. Ц. 1 р. 50 к.

B. M. MIRKIN. *K. I. OSIPOV.* MEADOWS OF THE NORTHERN TRANSBAIKALIAN REGION. 1985

Рецензируемая монография посвящена лугам Муйско-Куандинской котловины — обширного (длина 370 км, наибольшая ширина 46 км) района Северного Забайкалья, отличающегося достаточно суровым континентальным климатом. Район входит в зону БАМа и должен сыграть важную роль в развитии ее сельского хозяйства, в первую очередь животноводства. Автор проводил маршрутные и стационарные исследования в период с 1975 по 1980 гг. и положил в основу монографии немалый фактический материал — 985 геоботанических описаний и 500 листов гербария, укосные данные с 1460 площадок, результаты химического анализа 205 образцов отдельных растений и общей фитомассы. Им проведены стационарные наблюдения динамики продуктивности и фенологии на шести участках, хорошо представлявших экологический ряд вдоль оси увлажнения почвы (главного комплексного градиента травяной растительности района исследований). Фенологические наблюдения проведены также и во время маршрутных исследований. При анализе химического состава растений особое внимание уделено микроэлементам, для части образцов определено содержание меди и иода. В течение двух лет выявлялась эффективность минеральных удобрений.

В целом как программа работ, так и количество накопленного материала достаточны для того, чтобы получить представление о закономерностях экологии и хозяйственной ценности лугов. Рассмотрим результаты этих работ по главам книги.

В главе 1 «Условия существования и основные черты растительного покрова» дан краткий очерк природных условий района исследований, причем хорошо показаны особенности климата — резкие колебания количества осадков по годам и укороченность теплого периода. Характеризуя флору, К. И. Осипов показывает полноту ее выявления (в списке 523 вида) и общий бореальный характер (первые 5 семейств — *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Ranunculaceae*), причем род *Carex* включает 41 вид, а *Salix* — 14. Консультации у специалистов (в определении осок автору помогала Т. В. Егорова) гарантируют правильность идентификации выявленных растений.

Глава 2 «Луговая растительность» играет в книге особо важную роль, так как на основании приводимой в ней классификации дается экстраполяция результатов исследований, которые получены на стационарных участках трудоемкими методами интенсивного исследования. Автор пишет, что составил классификацию «с учетом классификации луговой растительности, разработанной А. П. Шенниковым (1941)... Признавая несовершенство приведенной классификации, следует все же отметить, что выделенные нами доминанты из числа осок и злаков довольно устойчивы по годам в формируемых ими сообществах» (с. 25). В системе четыре традиционных класса формаций (настоящие, остепненные, болотистые и торфянистые луга), которые разделены на группы формаций по физиономии (так, например, среди настоящих лугов выделяются корневищные — крупнозлаковые, мелкозлаковые, мелкобобовые и крупноразнотравные луга). Общее число установленных формаций невелико — всего 19, так как наряду с монодоминантными формациями Осипов отмечает полидоминантные формации: полидоминантно-злаковую, луговомятликово-приятновиковую, крупноразнотравную, полидоминантно-мелкозлаковую. Несмотря на неудачные названия этих формаций (лучше было все же назвать их по какому-то виду, который бы выражал общие признаки совокупности описаний), они достаточно экологичны. Напомним, что Г. А. Пешкова (1985) при классификации лугов Забайкалья (правда, более обширного региона, чем был охвачен Осиповым) выделила 111 луговых формаций, из которых 108 монодоминантны! Проведенное сравнение говорит в пользу классификации Осипова, который, не выходя за рамки установок доминантной классификации, все же достиг определенного прогресса в обеспечении экологичности формации и преодолел критикуемый В. И. Василевичем (1985) принцип: «один доминант — одна формация». Внутри формаций выделено также сравнительно немного (не более 5—6) ассоциаций, которые охарактеризованы с использованием «таблиц флористического состава». В таблицах приведены списки видов, но не указаны ни число описаний для каждой ассоциации, ни число видов на пробной площадке, ни классы постоянства перечисляемых видов. Для каждого вида отмечено лишь «квартильное значение класса проективного покрытия» (но опять-таки не сказано даже, какой это квартиль — верхний или нижний?). Такая характеристика, конечно, дает больше, чем чисто текстовое описание ассоциаций с перечислением нескольких произвольно выбранных видов, тем не менее избранная форма характеристики все же малоинформативна.

Наиболее значительной частью любой ассоциации Осипов считает состав доминантов, а флористический состав по существу (несмотря на его довольно полную характеристику) игнорируется. Это приводит к совершенно парадоксальным выводам. Так, выделив по доминантам 5 ассоциаций в дернисто-осоковой формации (вейниково-осоковая, кровохлебково-осоковая (осоково-кровохлебковая), злаково-осоковая, злаково-разнотравно-осоковая, бобово-разнотравно-осоковая), автор пишет: «Выделенные нами ассоциации ранее были описаны и другими авторами (Котелина, Хантимер, 1959; Быков, 1962)»[1] (с. 40). То, что в Коми АССР и Забайкалье разные злаки, бобовые и виды разнотравья, автора нисколько не смущает! Сказанное служит иллюстрацией критики доминантных ассоциаций Василевичем, который отмечает: «Во многих геоботанических работах, выходящих в нашей стране, зачастую приводятся только одни названия растительных ассоциаций и других синтаксономических единиц, да и в установлении этих названий царит полный произвол. У нас нет по существу никаких номенклатурных правил. Это в значительной мере обесценивает многие работы по классификации растительности» (1983 : 282).

В целом же из опубликованных в последние годы региональных классификаций луговой растительности система Осипова наиболее оправданна, ее недостатки исправимы и отражают «общую болезнь» фитоценологов, классифицирующих луга на основе доминантов.

Глава 3 «Сезонные явления природы и ритмы развития растений» — бесспорная удача автора, который на основе тщательно обоснованной с экологических позиций периодизации сезонов года показывает закономерности фенологии основных травянистых и древесных растений. Он удачно связывает сезонные группы растений с экологическими группами. В результате Осипов отмечает, например, что мезоксерофиты в подавляющем большинстве — это поздневесенние растения, а эумезофиты — летние. Сопоставляя средние значения сроков зацветания видов в Муйско-Куандинской котловине с аналогичными данными по другим районам, автор выявляет запаздывание фенологии в растительности Муйско-Куандинской котловины, что показывает специфику этого холодного района.

Глава 4 «Биологическая продуктивность лугов Муйско-Куандинской котловины» содержит ценный и тщательно собранный материал по динамике фитомассы на 6 участках — от остепненного луга до прибрежно-водных сообществ манника (сообщества с доминированием *Glyceria triflora* условно включены автором в луговой тип растительности, что, строго говоря, неправомочно). Приведены данные о количестве надземной фитомассы по учетам в 8 сроков (с конца мая и до конца сентября). Однако трактовать эти данные как динамику биологической продуктивности нельзя, так как биологическая продуктивность выражается в количестве фитомассы, продуцируемой на определенной площади за данный отрезок времени (г/м^2 в день, г/м^2 в год и т. д.).

---

[1] Цитированные автором работы в библиографию к рецензии не включены.

В табл. 12 приведены данные статистической обработки укосов, которые, как очевидно из «Предисловия», получены с использованием ЭВМ БЭСМ-4. Указаны значения среднего, абсолютной ошибки, максимальное и минимальное значения дат в вариационном ряду, дисперсии, коэффициенты вариации и относительные ошибки. Количество приведенных статистических параметров явно избыточно, так как для задачи, которая стояла перед автором, и при числе площадок, равном 5, было бы достаточно привести только значения среднего, указав в тексте порядок относительной ошибки или хотя бы ограничиться приведением абсолютных ошибок. Совершенно неясно, почему для выполнения столь простых операций потребовалось загружать машину класса БЭСМ, а не использовать элементарный настольный микрокалькулятор! Мало что добавляет к данным о динамике запаса фитомассы их перевод в энергетические единицы, так как результатов данных прямого калориметрирования у автора нет и перевод проведен по коэффициентам, заимствованным у других авторов.

Осипов приводит оригинальные данные о химическом составе надземной фитомассы. Он показывает, что для остепненных лугов тип химизма кремниево-калиево-азотный, а для большинства настоящих и болотистых луговых сообществ — азотно-кремниевый щелочной. Приведены также данные о распределении надземной фитомассы по вертикали, показано низкое значение КИ ФАР (0.24—0.78 %), что автор объясняет в основном дефицитом тепла.

Глава 5 «Химический состав и питательность естественных кормов Муйско-Куандинской котловины» включает исчерпывающую характеристику кормовых достоинств отдельных растений и фитомассы различных сообществ района исследования. Для 26 видов злаков, бобовых, разнотравья и осок выполнены химические анализы в различных фенологических фазах, что в значительной степени расширяет знание кормовых достоинств растений естественных сенокосов и пастбищ. Сопоставляя кормовые достоинства одних и тех же видов в различных районах страны, автор делает важный вывод о том, что «более низкая кормовая ценность характерна для бобовых Дальнего Востока, высокая — для Якутии..., а бобовые Муйско-Куандинской котловины занимают среднее положение» (с. 95). Убедительны данные о химическом составе ветошных кормов. Качество степной ветоши выше, чем луговой, тем не менее и в этом случае в одном килограмме корма содержится только 0.25 кормовой единицы.

Заключает книгу глава «Кормовые угодья, их состояние и использование». В ней приводится уже чисто производственная перегруппировка сенокосов и пастбищ в два класса: 1) низинных и западинных луговых и болотных, 2) краткопоемных луговых и болотных. Никакой связи с ранее приведенной классификацией у этого упрощенного топологического разделения угодий нет.

Ресурсы кормов рассматриваются на уровне формаций, что не вполне оправданно, так как формации, как известно, различаются по экологической гомогенности. Большой интерес для производственников представляют результаты изучения отавы и соответственно рекомендации о возможной частоте стравливания и пастбищных нагрузках в разных типах лугов. Разумеется, полученные данные о числе и величине загонов, сроках их использования требуют дополнительного обоснования, тем не менее эти данные, дифференцированно рассчитанные для пяти основных типов пастбищ (мелкозлакового, разнотравного, дернисто-осокового, камнелюбивоосокового и лангсдорфовейникового), позволяют на научной основе планировать развитие пастбищного хозяйства. Рецензент полагает, что для влажных типов пастбищ запланированы слишком высокие нагрузки, которые приведут к разрушению дернины и формированию скотобойных кочек.

Данные об эффективности минеральных удобрений получены только по двухлетним испытаниям и при довольно слабой методике — две площадки-трансекты по 1×10 м на каждый вариант. Всерьез обсуждать выводы автора о достоверности и недостоверности влияния разных доз удобрений по этой причине нельзя.

В разделе об охране растительных ресурсов особого внимания заслуживает критика практикуемых в Бурятии палов, которые наносят вред луговым экосистемам — обедняют почвы, нарушают режим снегонакопления, ведут к обеднению флоры.

В целом рецензируемую книгу следует оценить положительно. Автору в дальнейших работах можно пожелать больше внимания уделять вопросам классификации растительности, помня об их первостепенной роли в любом фитоценологическом исследовании.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. О проекте многотомного издания «Растительность СССР». — Бот. журн., 1983, т. 68, № 3, с. 281—286. — *Василевич В. И.* О методах классификации растительности. — Бот. журн., 1985, т. 70, с. 1596—1604. — *Пешкова Г. А.* Растительность Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1985. 144 с.

Б. М. Миркин.

Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 10 IX 1986.

УДК 582.392/9 (470.316) (083.71)

Бот. журн., т. 72 № 7

Определитель высших растений Ярославской области. — Ярославль: Верх.-Волж. кн. изд-во, 1986. 182 с. Т. 15 000 экз. Ц. 75 к.

A. N. KRASNOVA. (*A REVIEW*). MANUAL OF HIGHER PLANTS OF THE YAROSLAV REGION. 1986

Рецензируемый «Определитель» подготовлен сотрудниками кафедры ботаники Ярославского педагогического института на основе вышедшего в 1961 г. «Определителя растений Ярославской области» и последующих исследований флоры. Второе издание отличается более скромным полиграфическим исполнением и меньшим объемом. Оно содержит ключи для определения семейств, родов и видов с краткими их описаниями, в среднем по 6—8 строк (книга набрана в два столбца). Отметим, что в прежнем издании характеристики видов подавались более полно. Несмотря на лимитированный объем рецензируемого «Определителя», авторам, очевидно, следовало бы дать вводный очерк об истории изучения флоры Ярославской области и фитогеографических ее особенностях. При расположении материала для семенных растений принята система Энглера. Новый «Определитель» включает 1042 вида растений, в прежнем их было 1064. Некоторое сокращение объясняется исключением видов, приводившихся по старым литературным данным и не подтвержденных последующими сборами. Исключен, например, *Trapa natans* L., ранее приводившийся А. Ф. Флеровым и В. А. Варенцовым для одного из озер на юге области, однако авторы «Определителя» сочли целесообразным оставить очень загадочный эндемичный вид *Delphinium villosum* Stev. Вместе с тем на основе последующих сборов издание дополнено рядом новых видов, почти исключительно заносных. В книгу включены также новые виды естественной флоры, например *Bidens radiata* Thuill., который несомненно растет в этой области, но не попадал в поле зрения ботаников. В целом число новых видов из состава естественной флоры незначительно, что указывает на хорошую флористическую изученность области, поскольку ботанические исследования этой территории продолжаются уже более столетия.

Новый «Определитель» по сравнению с предыдущим отличается компактностью и краткостью изложения. Таблицы для определения семейств и родов значительно переработаны. Однако и в тех и других отсутствуют латинские названия семейств и родов, что вряд ли стоило делать даже в целях сокращения объема. Попутно отметим, что на с. 177—181, согласно заголовку, должен быть дан алфавитный указатель латинских названий растений. На самом деле это алфавитный список родов растений. Указатели плохо сверены. Так, для *Linnaea borealis* L. в указателе помечена с. 150, в то время как в тексте этот вид помещен на с. 155. В очень кратком и сжатом виде по сравнению с предыдущим изданием приводится морфологическое описание видов с данными по экологии, распространению и применению.

Для редких видов растений авторы указывают конкретные местонахождения. При подготовке следующего издания «Определителя» советуем учесть данные наших исследований пойменных водоемов Волги в пределах Некрасовского р-на — *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla (озера Великое, Согожское), *Nuphar pumila* (Timm.) DC. (озера Великое, Согожское), *Potamogeton trichoides* Cham. et Schlecht. (озера Ешка, Яхробольское, Шачебольское), *P. obtusifolius* Mert. et Koch (озера Исадское, Шачебольское, Ешка, Согожское).[1] Необходимо также уточнить характеристики распространения отдельных видов, например *Myriophyllum verticillatum* L., *M. spicatum* L. В обоих случаях отмечено, что они встречаются изредка (с. 127—128). Первый действительно редок, но *M. spicatum* самый обычный вид для водоемов области. Отдельно следует остановиться на фитоиконографической части. Число черно-белых рисунков в новом издании меньше примерно на 1/3 по сравнению с предыдущим. Не повезло с цветными таблицами. В прежнем издании их было 8 с изображением 68 видов. В новом издании они помещены на с. 2—4 мягкой, недолговечной обложки книги (форзаце), всего 31 вид. К сожалению, составители не сделали в тексте на них соответствующих ссылок. Этот недостаток в какой-то мере восполняется отдельной легендой в самом конце рецензируемого «Определителя», что также не очень удачно. Лучше было бы подписи дать под самими рисунками. Указанные недостатки, по-видимому, в значительной мере следует отнести к издательским, так как авторы в подобных случаях, как правило, бывают лимитированы объемом.

В рецензируемом «Определителе» отмечены особо редкие виды, находящиеся под угрозой исчезновения, интенсивно истребляемые из-за некоторых своих свойств и сокращающие поэтому численность в связи с уничтожением типичных местообитаний. Такие виды требуют охраны. Эти данные представляют большой интерес и повышают ценность издания.

Авторы придерживаются объема видов в широком понимании. Например, встречающийся в области вид *Filipendula denudata* (J. et C. Presl) Fritsch приводится в качестве синонима *F. ulmaria* (L.) Maxim.

Во «Введении» отмечено, что таксономия и номенклатура «Определителя» ориентированы на «Флору СССР», «Флору европейской части СССР» и сводку С. К. Черепанова «Сосудистые растения СССР». Авторы оказываются непоследовательными, когда дело касается видов, претерпевших номенклатурные изменения. В большинстве случаев синонимы не приводятся. Собственно, в этом не было бы ничего предосудительного, если бы «Определитель» издавался впервые, но это — второе издание. Получается так, что одно и то же растение в разных изданиях подается под разными названиями. Не будем голословны: *Achillea cartilaginea* Ledeb. — в рецензируемом издании (с. 162) и *Ptarmica vulgaris* DC. — в издании 1961 г. (с. 460). Далее, на с. 155 приводится *Lonicera pallasii* Ledeb., в старом «Определителе» — *Lonicera coerulea* L.

Совершенно очевидно, что сейчас в ходу еще значительная часть тиража прежнего издания и подобные неувязки у студентов, преподавателей (а именно на них рассчитаны прежде всего «Определители») могут привести к недоразумениям. Авторы несколько опередили события, указав в «Литературе», что в 1974—1983 гг. издано 6 томов «Флоры европейской части СССР». За этот период вышло 5 томов. В целом хорошее впечатление необходимого и полезного издания портят опечатки, особенно досадные в написании латинских названий и сокращений фамилий авторов, например, на с. 81, 162, 177 — *Corispermum declinatum* Steph., *Bidens radiata* Thuill., *Arabidopsis* и в других случаях.

---

[1] Гербарные сборы хранятся в гербарии ИБВВ АН СССР, пос. Борок Ярославской обл.

Таким образом, новое издание по содержанию приближается к современным компактным «Определителям» карманного типа, удобным для экскурсий в природу, хотя его полиграфическое исполнение этим целям никак не отвечает. Последнее обстоятельство должно принять к сведению Верхне-Волжское книжное издательство. Несмотря на отмеченные выше недостатки, выход нового «Определителя высших растений Ярославской области» стоит только приветствовать, так как спрос на подобные книги всегда велик. Интерес широкой публики к местной флоре в значительной мере будет удовлетворен, чему способствует и немалый тираж книги. Издание представляет научный интерес с точки зрения современной изученности флоры Ярославской области.

А. Н. Краснова.

Институт биологии внутренних вод АН СССР,
пос. Борок Ярославской обл.

Получено 9 X 1986.

УДК 019.941.002.01 (075) Бот. журн., т. 72, № 7

В. С. Новиков, И. А. Губанов. Школьный атлас-определитель высших растений: Книга для учащихся. — М.: Просвещение, 1985. 239 с. Т. 150 000 экз. Ц. 2 р. 50 к.

L. G. NAUMOVA, B. M. MIRKIN. *V. S. NOVIKOV, I. A. GUBANOV.* SCHOOL ATLAS-MANUAL OF HIGHER PLANTS: A BOOK FOR PUPILS. 1985

Как бы ни были важны для изучающего ботанику школьника вопросы анатомии и морфологии растений или начальные знания о фотосинтезе, именно умение распознавать растения составляет основу ботанического знания. От умения назвать растение проистекает интерес к его свойствам, а от этого интереса рождаются любовь и бережное отношение к флоре и растительности.

Обучение определению растений предусмотрено на пяти лабораторных занятиях (отдел «Покрытосеменные растения», 7 класс). Этого, разумеется, недостаточно, чтобы набить руку для работы с ключами и познакомиться с каким-то минимумом растений, позволяющим ориентироваться в лесу или на лугу. Выучиться распознавать растения школьник может лишь в ботаническом кружке, на факультативе или при самостоятельном изучении природы, но в любом случае для этого необходимо хорошее ботаническое руководство. Именно поэтому как отрадное (и своевременное, если учесть требования реформы школы) явление нужно рассматривать выход рецензируемого «Атласа-определителя». Его отличают высокая ботаническая культура и самое оптимальное сочетание строгой научности, методического совершенства и доступности. Книга, кроме всего прочего, выпущена в прекрасном полиграфическом исполнении, с превосходными рисунками художников И. С. Новохацкой и В. С. Юдина.

Возможности «Атласа-определителя» даже несколько превышают интересы школьника или учителя биологии, его авторы представляют разнообразие растений достаточно полно и умело. По книге можно определить 106 семейств и 497 родов, что хорошо отражает флору района Средней полосы европейской части СССР. (Для сравнения приведем лучший для этого района определитель П. Ф. Маевского (1964), по которому можно распознать 126 семейств и 737 родов). Число видов в каждом роде ограничено одним-тремя (атлас позволяет определить 571 вид), однако для каждого рода указано общее число видов и потому несложно, не повторяя определения рода, опознать отсутствующий в книге вид по более полному определителю. Список определителей для этого района приведен во второй главе. Для 51 достаточно редкого рода (как *Polystichum*, *Pycreus*, *Hyacinthella*, *Coeloglossum*, *Ophrys*, *Conringia*, *Lembotropis*, *Cotoneaster* и др.) виды в «Атласе-определителе» не приводятся.

Эта высокая информативность рецензируемой работы расширяет круг ее возможных пользователей, в число которых входят студенты педагогических, сельскохозяйственных и медицинских вузов, техникумов тех же профилей и даже студенты первого курса университета во время учебной практики. Большую популярность он обретает и у любителей природы, которые интересуются растениями.

В открывающей книгу главе «Как пользоваться атласом-определителем» разъяснен принцип работы с определителем на примере многолетнего травянистого растения с тройчатыми листьями. Через ряд тез и антитез читатель вначале приходит к семейству розоцветные, а затем к роду земляника. Виды распознаются по рисункам.

Основная часть книги включает таблицы для определения семейств и родов, рисунки и краткие текстовые характеристики видов. Для семейств, у которых архетипы (т. е. совокупность общих признаков) сложны для школьника, в «Атласе-определителе» предусмотрено несколько «ходов». К семейству *Scrophulariaceae* есть 6 «ходов» (в том числе отдельные к родам *Lathraea*, *Limosella*, *Veronica*, *Verbascum*), для *Ranunculaceae* — также 6, *Rosaceae* — 7, *Apiaceae* — 5. По нескольку «ходов» — к семействам *Polygonaceae*, *Saxifragaceae*, *Brassicaceae*, *Lythraceae* и др.

Как и во всяком определителе сосудистых растений, основными диагностическими признаками являются особенности строения генеративных органов, тем не менее авторы часто заменяют их на более просто устанавливаемые признаки морфологического строения вегетативных органов (для этого на форзаце и в тексте даны прекрасные рисунки строения листьев и стеблей, кроме того, в книге помещены рисунки наиболее характерных соцветий, плодов и др.). Широко используются также и экологические признаки (растения сухих мест обитания, каменистых склонов, насыпей шоссейных и железных дорог и т. д.) или приуроченность к определенному типу растительности (растения степей, влажных лугов, болот, лесов и т. д.).

Таблицы для определения родов внутри семейств сопровождаются краткой, но содержательной характеристикой семейств — их видового разнообразия, особенностей строения цветков и вегетативных органов, экологии и хозяйственного использования. Так, при характеристике семейства злаки авторы, например, пишут: «одно из наиболее обширных семейств, содержащее много родов и видов». При этом они предупреждают учащихся, что «определение злаков — дело сложное» (с. 47). Далее следует описание строения злаков. При описании видов злаков сделан акцент на их хозяйственные качества (указаны сорные — *Avena fatua*, *Poa annua*, *Apera spica-venti* — и ценные кормовые — *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Bromus inermis*, *Festuca pratensis* — виды и др.). Отмечены лекарственные растения, что в период повышенного интереса к «зеленым аптекам» привлечет к книге внимание самых широких кругов населения. Для каждого вида приведена эколого-ценотическая характеристика и, кроме русского названия, указано латинское, что позволяет приучить школьника к научным названиям растений (это желательно, хотя и необязательно).

Авторы подчеркивают необходимость охраны растений. Таблицы составлены таким образом, что для определения нет необходимости вырывать растение с корнем и даже вообще срывать его: «В целях воспитания бережного отношения к живой природе книга предусматривает определение растений, не выкапывая и не повреждая их» (с. 35). Кроме того, растения, нуждающиеся в охране, отмечены в «Атласе-определителе» красным восклицательным знаком. Анализ и уточнение списка редких видов (в своем колхозе, окрестностях города, дендропарке и т. д.) может быть интересной темой кружковой работы школьников.

Научный уровень издания, как отмечалось, очень высок. В нем практически нет изъянов (если исключить некоторую редакторскую небрежность, например на с. 35 два раза множественное число от слова «род» дано не как «роды», а как «рода»). Удивляет и огорчает малый тираж (всего 150 000 экз.). Книге В. С. Новикова и И. А. Губанова обеспечены долгая жизнь и неоднократные переиздания.

Л. Г. Наумова, Б. М. Миркин.

Башкирский государственный университет,
Башкирский государственный педагогический институт,
Уфа.

Получено 14 VII 1986.

УДК 019.941.002.01 : 581.5

Бот. журн., т. 72 т. № 7

А. Бахиев. Экология и смена растительных сообществ низовий Амударьи. — Ташкент: Фан, 1985. 192 с. Т. 1000 экз. Ц. 1 р. 80 к.

V. B. GOLUB, B. M. MIRKIN. *A. BAKHIYEV.* ECOLOGY AND CHANGE IN PLANT COMMUNITIES OF AMUDARYA LOW REACHES. 1985

Развитие орошаемого земледелия в Средней Азии становится серьезной и многогранной экологической проблемой. Одна из ее наиболее острых граней — судьба дельты Амударьи, некогда поражавшей бескрайними плавнями тростника и свежей зеленью тугайных лесов. В связи со строительством водохранилищ, нарастающего водозабора изменился гидрологический режим реки. В долине получили развитие процессы ксеро- и галофитизации растительности, причем они по сей день не поставлены под контроль, отсутствуют более или менее удовлетворительные прогнозы состояния растительности даже в недалеком будущем. Своей книгой автор старался внести посильный вклад в решение этих животрепещущих вопросов. Во «Введении» он, в частности, пишет: «В настоящей работе мы ставим цель дать возможно полную фитоценологическую характеристику естественного растительного покрова на фоне происходящих изменений; провести геоботаническое районирование территории с учетом особенностей растительного покрова и почвенно-грунтовых условий, которое поможет определить площади, подверженные засолению и опустыниванию; выявить основные сукцессионные эколого-генетические ряды растительных сообществ на основных типах местообитаний; установить связь стадий этих рядов с конкретными экологическими условиями и рядов в целом с направлением протекающих процессов; использовать эколого-генетические ряды в индикационных целях при проектировании мелиоративных работ и прогнозировании очагов засоления и опустынивания» (с. 3—4).

Книга состоит из следующих за «Введением» пяти глав и краткого «Заключения». В первой главе «Природные условия и методика исследований» (с. 5—17) после достаточно обстоятельного рассмотрения природных условий с акцентом на их антропогенные изменения А. Бахиев характеризует методику исследований. В ее основу были положены рекомендации А. А. Корчагина (1964), Д. Д. Вышивкина (1977), Е. А. Востоковой (1961). Он пользовался «общепринятой методикой выделения индикаторов» С. В. Викторова, Е. А. Востоковой, Д. Д. Вышивкина (1962); «полученный геоботанический материал обобщали и систематизировали по классификационной схеме К. З. Закирова и П. К. Закирова (1978)». К сожалению, конкретизация всех принятых методических установок применительно к исследованиям, проделанным автором, описана нечетко. Поэтому читателю не вполне ясно, каким образом проводился «поиск коррелятивных зависимостей» между средой и растительностью, зачем использовались аэрофотоснимки, на каких принципах и с использованием каких материалов проводилось геоботаническое районирование.

Вторая глава «Современное состояние растительности низовий Амударьи» занимает больше половины книги (с. 17—121). Ее первые пять страниц посвящены флоре, которая выявлена достаточно полно (638 видов, 304 рода, 75 семейств). Флора района исследований сопоставлена с аналогичными списками видов для плато Устюрт (Сарыбаев, 1973), пустынь западной Туркмении (Родин, 1963), Каракалпакии (Ережепов, 1978). Во всех случаях последовательность десяти наиболее богатых видами семейств сходная (причем везде на первом месте три семейства — *Chenopodiaceae*, *Asteraceae*, *Poaceae*). Анализ жизненных форм проведен по И. Г. Серебрякову (1964) с некоторыми дополнениями его системы (с точки зрения рецензентов, неудачными, так как рассматривать в одном ряду среди монокарпиков суккуленты, склерофильные, раннецветущие и поздноцветущие растения нелогично). Большая часть этой главы отведена классификации растительности. В ее основу, как отмечалось, положены типология и номенклатура растительности земного шара Закирова и Закирова. Высшие единицы этой системы — климатипы (*Thermomesophyta*, *Thermoeuxerophyta*, *Thermogydrophyta*). Следующей ступенью являются эдафотипы (*Potamophyta*, *Halophyta*, *Psammophyta*, *Gypsophyta*, *Halophyta*). Эдафотипы в зависимости от жизненной формы доминантов сообществ подразделяются на ценотипы: древесные, кустарниковые, кустарничковые и т. д. Всего было выделено 15 ценотипов. Последние по доминантам разделены на 33 формации и 87 ассоциаций.

Доминантный подход к классификации пойменной растительности в условиях пустынной зоны более оправдан, чем травянистой растительности в долинах рек средней полосы. Флористический состав в пустыне, даже в долинах рек, беден, а доминанты более устойчивы. Однако и здесь, если ставится задача создания экологической классификации, не следует использовать только доминанты. Необходимо дополнять этот критерий флористическими характеристиками. Не нужно расчленять полидоминантные сообщества на монодоминантные формации и абсолютизировать незначительные различия обилия доминирующих видов при установлении ассоциаций. Выделенные с учетом флористических критериев синтаксоны обладали бы большими индикаторными свойствами и позволили бы Бахиеву лучше решить задачи собственно геоботанической индикации, районирования растительного покрова, составления легенды к карте растительности.

Достоинством книги является приведение полных списков видов геоботанических описаний. Всего их помещено в монографии 305, объединенных в 22 таблицах. Такие материалы, ценные уже сами по себе, кроме того, позволяют критически пересматривать предлагаемую синтаксономию.

Проиллюстрируем недостатки классификационного подхода автора на примере одной из таблиц (12), на которой приведено 15 полных описаний акбашево-ажреково-джантаковой ассоциации (джантаковая формация) и джантаково-акбашевой и акбашевой ассоциаций (акбашевая формация). Тут, кстати, уместно заметить, что отсутствие латинских названий синтаксонов очень осложняет чтение книги, ими следовало бы продублировать «экзотическую» номенклатуру, которую обычно используют геоботаники-аридники. Таблицы позволяют видеть, что сообщества разных ассоциаций и разных формаций (а они в данном случае представляют и разные ценотипы и эдафотипы) очень близки по флористическому составу. И изменение обилия видов (например, *Aeluropus litoralis* и *Alhagi pseudalhagi*), вошедших в названия ассоциаций, от sp_1 к sp_3 или sp_2 к sp_1 вызывает изменение принадлежности описаний к синтаксону. Система, оказывается, обладает крайне низкой «помехоустойчивостью», так как на диагноз сообществ будут влиять колебания погодных условий, время описания, ошибки глазомерного учета. В результате под разными названиями в систему попадают одни и те же сообщества, что резко снижает ценность и возможность использования классификации.

Вся система синтаксономических единиц, разработанная Бахиевым для дельты Амударьи, дана в табл. 4. К сожалению, эта таблица набрана с таким большим количеством ошибок в ее разграфке, что в ней нелегко разобраться. Очевидно лишь, что, кроме 87 ассоциаций, помещенных в этой таблице, в тексте упоминаются и иные, утерянные при составлении таблицы, как то: балыккузово-биюргуновая (с. 113), солодково-вейниковая (с. 138), разнотравно-чингиловая (с. 139, 142) и ряд других.

Глава завершается приведением карты современного состояния растительного покрова низовьев Амударьи (автор составил ее совместно с Н. М. Новиковой, Л. Е. Марковой, Ж. Галсабеевым в 1980 г.). Легенда построена на основе ценохоров — серий. При ее конструировании формально-доминантная синтаксономия, приводимая в книге, еще не была составлена. Это «пошло карте на пользу». Если исключить некоторые неудачные названия геоботанических выделов (например, «комплекс агроценозов и сопутствующего сорнотравья»), то в целом карту следует оценить вполне положительно. Она вскрывает экологическую природу поймы и показывает основные динамические процессы.

В главе 3 «Геоботаническое районирование низовьев Амударьи» (с. 122—135) рассмотрены два вопроса: районирование территории и прямая оценка изменений растительности дельты Амударьи на основе сопоставления карт, составленных в разные годы. Предваряя районирование, Бахиев пишет, что оно выполнялось на «основе фитоценотических проработок с использованием фитоиндикации». В пределах района выявлялся единый фитоиндикатор, «подчеркивающий тенденцию развития всего ландшафта» (с. 122). Однако ни из легенды к карте районирования, ни из пояснения к ней неясно, какое отражение нашла в геоботаническом районировании индикация. В легенде называются преобладающие в районе сообщества и экотопы. Например: «II. Район с господством псаммофитной растительности на приморских песках и солончаковой растительности в межбугровых понижениях» (с. 124), «VIII. Район с господством вейниковых, солодковых и эриантусовых сообществ при участии туранговых, джидовых и тамариксовых сообществ» (с. 128). Автору этой главы, как и при составлении карты, мало помогла формальная классификация растительных сообществ, основанная на комбинаторике доминантов. При характеристике района ему вновь приходится перечислять преобладающие виды растений, экологические типы (псаммофитная, солончаковая растительность и т. п.) или использовать безранговые физиономические единицы, такие как туранговые насаждения, тамариксовые сообщества и т. п.

Карта современного растительного покрова за 1980 г. сопоставлена с картой сенокосов и пастбищ низовий Амударьи за 1959 г. Это наиболее ценная часть книги. Изменения в растительном покрове дельты Амударьи настолько велики, что, несмотря на разницу в принципах составления этих карт, сравнение позволяет констатировать резкое усыхание и засоление дельты за прошедший 21 год. Свыше 50 % сообществ тростника с рогозом заместились вторичными группировками с участием *Senecio subdentatus*, *Salsola paulsenii*, *Karelinia caspica*, *Tamarix hispida*, *Halostachys caspica*, *Climacoptera aralensis* и др.

Глава 4 «Смена растительных сообществ в связи с изменением некоторых гидрологических и почвенно-грунтовых условий в низовьях Амударьи» (с. 135—174) посвящена рассмотрению основных эколого-генетических рядов растительности изученного региона. Автор считает, что изучение закономерностей таких рядов является наиболее надежным средством как для индикации современных условий среды, так и для прогнозирования изменений растительности под действием антропогенных факторов. С последним утверждением вряд ли можно согласиться, так как аналогов антропогенных изменений природной среды в рядах, образуемых стадиями естественного развития ландшафта, часто не существует (автор рассматривает эколого-генетические ряды приморской обсыхающей дельты Амударьи, тугайных ландшафтов, внутридельтовых песков). В этой же главе автор дает таблицы для фитоиндикации засоления почв, уровня залегания грунтовых вод и их минерализации. В качестве индикаторов выступают ассоциации и формации, о недостатках которых уже говорилось. В условиях аридной полосы связи растительности и среды более жесткие, поэтому определенную информацию можно получить и из данных, полученных на качественном уровне, которые привел Бахиев. Тем не менее никакой фитоиндикации в книге нет, поскольку отсутствуют вероятностные оценки распознавания тех или иных почвенных и гидрологических условий по растительности. Широкие экологические амплитуды ассоциаций и формаций, выделенных по доминантам, приводят к тому, что интервалы заселения почвы, минерализации и уровня грунтовых вод для разных ассоциаций и формаций совпадают и перекрываются. Вопросы фитоиндикации должны решаться более строго, с привлечением современных статистических методов. А те схемы, которые приводятся в книге, можно назвать только предындикацией. «Общепринятые» методы фитоиндикации, о которых Бахиев пишет в методике, безнадежно устарели.

Глава 5 «Возможность практического использования фитоиндикации при мелиорации земель» (с. 174—181) в основном отведена обзору отечественной литературы по геоботанической индикации того направления, которое у нас возглавляется Викторовым. Вновь приводятся упрощенная схема индикации механического состава почвы и сводная индикационная схема оценки по растительности засоления почвы и гидрогеологических условий.

В целом книга оставляет двойственное впечатление. С одной стороны, актуальность темы, ботаническая компетентность автора и большой фактический материал, но, с другой — не менее очевидна и сравнительно низкая информативность результатов, полученных «общепринятыми» методами. Без совершенствования принципов классификации и широкого привлечения методов математической статистики организовать мониторинг, дать прогноз и экологически обоснованные рекомендации сохранения высокопродуктивных сообществ низовий Амударьи невозможно. Повышение теоретико-методического уровня исследований растительности Средней Азии — это веление времени.

В. Б. Голуб, Б. М. Миркин.

Астраханский государственный педагогический институт,
Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 4 VII 1986.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (063) : 581.3

IX ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ЭМБРИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ «ГАМЕТОГЕНЕЗ, ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И ЭМБРИОГЕНЕЗ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ, ПАПОРОТНИКОВ И МХОВ»

(Кишинев, 1—2 XII 1986)

M. S. YAKOVLEV. THE IX ALL-UNION CONFERENCE ON PLANT EMBRYOLOGY «GAMETOGENESIS, FERTILIZATION AND EMBRYOGENESIS OF SEED PLANTS, FERNS AND MOSSES». KISHINEV, DECEMBER 1—2, 1986

Организаторами совещания являлись АН МССР, Проблемный совет АН СССР «Биологические основы рационального использования, охраны и преобразования растительного мира», Молдавское отделение ВБО, Ботанический сад (институт) АН МССР.

Данное совещание было весьма представительным, о чем можно судить по числу опубликованных тезисов: по вопросам общей эмбриологии — 46, спорогенезу — 42, гаметогенезу — 65, экологии опыления — 25, оплодотворению — 31, формированию семени — 40, прикладным аспектам эмбриологии — 47.

В работе совещания принимали участие более 150 эмбриологов из академических учреждений и вузов. Вполне понятно, что организаторы совещания отказались от мысли заслушать все доклады и обсудить их. Поэтому были представлены материалы (таблицы, диаграммы и др.), иллюстрирующие основное содержание той или иной работы, что позволило кураторам секций доложить об этих работах на общем заседании.

Кратко остановимся на некоторых проблемных докладах. **А. А. Чеботарь** в докладе «Эмбриологические аспекты концепции неоплазмы зиготы высших растений» на основе данных электронной микроскопии при изучении мужских и женских гамет и зиготы у представителей водорослей, мхов, папоротников, голо- и покрытосеменных делает главный вывод, что клеточные органеллы ♀ и ♂ гамет в ходе прогамной и сингамной фаз оплодотворения претерпевают изменения, ведущие к их деструкции. Это позволяет по-новому подойти к оценке процессов дезинтеграции и новообразования эмбриональных структур сосудистых растений.

Т. Б. Батыгина в докладе «Перспективы и основные направления развития эмбриологии в СССР» выделяет 3 основных направления: 1) выявление закономерностей эволюционного процесса при решении вопросов филогении и систематики, 2) разработка теоретических основ полового и бесполого воспроизведения сосудистых растений, 3) разработка теоретических основ экспериментальной эмбриологии.

Е. Л. Кордюм рассказала об эволюции гетероспории у высших растений. Данная проблема рассмотрена на примере различных типов высших растений, что позволило автору вскрыть основные закономерности перехода от равно- к разноспоровости при формировании спорангиев у псилотовых, папоротникообразных, мхов, голо- и покрытосеменных.

Э. С. Терехин и **З. И. Никитичева** сделали доклад «О координациях в эволюции женского гаметофита покрытосеменных (направления, факторы, результаты)». Одним из основных выводов можно считать следующий: эволюция зародышевого мешка (женский гаметофит) цветковых шла путем избирательной (мозаичной) редукции структуры гаметофита архегониальных растений на фоне общих (Романов, 1944; Тахтаджян, 1945 и др.) неотенических преобразований гаметофита.

Впервые были широко представлены доклады по эмбриологии голосеменных: ультраструктурные аспекты голосеменных — **А. М. Мошкович** и **Г. М. Козубов**, по эмбриологии папоротников — **Т. Д. Сурова** и **Н. И. Шорина**, по генеративной сфере мхов — **Р. Г. Рипецкий** и **В. И. Матосов**.

Первый день закончился лекцией **М. С. Яковлева** «Типы мейоза (к филогении сосудистых растений)». В настоящее время известны следующие типы: 1) зиготный — осуществляется непосредственно после сингамии; 2) эмбриональный — проходит в начальной, эмбриональной, стадии онтогенеза (мхи); 2) споровый — возникает на листоподобных структурах побега (от плаунов до голосеменных); 4) гаметный — протекает на апексе генеративного побега в половых органах цветка (покрытосеменные).

Между типами отсутствуют переходы, и они рассматриваются в качестве основных радикалов, присущих определенным филам. Высказано предположение, что у истоков наземной флоры стояли водоросли, которые в далеком прошлом уже имели разные прототипы мейоза, положившие начало основным филогенетическим ветвям с характерными для них типами мейозов.

О. П. Камелина в докладе «Распределение некоторых эмбриологических признаков в классе двудольных» кратко подвела итоги по 4 томам «Сравнительной эмбриологии цветковых» и определила задачи будущих работ в этой области, имеющей большое значение для филогенетической систематики.

Наряду с докладами по общим вопросам эмбриологии значительное внимание было уделено прикладным аспектам: 1) «Роль эмбриологических исследований в выполнении селекционных программ повышения семенной продуктивности кормовых бобовых растений и разработка теории явления несовместимости» — **Л. И. Орел**, 2) «Результаты и перспективы развития эмбриологических исследований в плодоводстве и виноградарстве» — **А. И. Литвак**, 3) «Биология системы размножения видов рода *Triticum*» — **В. Д. Челак**, 4) «Сравнительное изучение темпов эмбрио- и эндоспермогенеза в скрещиваниях тетраплоидных пшениц с видами горной ржи и эгилопса» — **Г. В. Канделаки**, 5) «Развитие ультраструктуры пыльника и пыльцевого зерна подсолнечника в норме и при некоторых типах мужской стерильности» — **В. К. Симоненко**, 6) «Особенности развития нуцеллярных и интегументальных зародышей у цветковых растений» — **Т. Н. Наумова**, 7) «Эмбриогенетика растений: проблемы и перспективы» — **В. С. Тырнов** и др.

Во второй день были заслушаны краткие (10 мин) сообщения по общим вопросам эмбриологии, а также по спорогенезу, гаметогенезу, экологии опыления, оплодотворению, формированию семени и прикладным аспектам эмбриологии. Сделали сообщения кураторы секций.

Вечернее заседание закончилось лекцией Ю. Ф. Богданова «Ультраструктурная организация полного набора синаптонемных комплексов в мейозе у злаков». Она сопровождалась демонстрацией диапозитивов. Эмбриологи впервые получили наиболее полное представление о синаптонемном комплексе, который возникает в процессе попарной латеральной конъюгации гомологичных хромосом во время зиготены. Функция синаптонемного комплекса в мейозе состоит в том, что он обеспечивает обратимую и локус-специфичную конъюгацию гомологичных хромосом и создает условия для кроссинговера и закономерностей редукции числа хромосом.

Следует отметить, что в работе совещания участвовали не только эмбриологи академических учреждений, но и широкий круг биологов вузов и учреждений ВАСХНИЛа. В связи с этим возникла необходимость в координации проводимых ими исследований и в более четком их планировании. Явно ощущался недостаток в разработке теоретических аспектов и критической оценке проводимых исследований.

Очень отрадно, что к совещанию были опубликованы тезисы докладов, изданные отдельной книгой «Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений, папоротников и мхов» (Кишинев: Штиинца, 1986).

М. С. Яковлев.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 II 1987.

CONTENTS

Page

Dorofeev P. I. On fossil species of the genus *Salvinia* (*Salviniaceae*) from the USSR 865
Kozhevnikov Yu. P. Population-genetic variability of species and its reflection in plant systematics 874
Tarasevich V. F., Chaudhary R. P. Palynological study of species of the genus *Anemone* (*Ranunculaceae*) from Nepal in connection with their systematics 887

COMMUNICATIONS 898

Rzaeva S. G. Data on blue-green algae of two Talysh rivers 898
Zhukova A. L. On the flora of liverworts from Vrangel island 901
Chupov V. S. On the genera *Geitonoplesium* and *Simethis* position in the system . . . 904
Kamelina O. P., Proskurina O. B. Anther and pollen grain development in *Elaeagnaceae* family 909
Antropova G. L. Ontogeny and life form of *Potentilla stipularis* and *Potentilla inquinans* (*Rosaceae*) from the Kolyma upper reaches 918
Zanokha L. L. An attempt of partial flora analysis of vascular plants in subzone of southern tundra of Taimyr 925
Lovelius N. V., Rodin L. E. Abnormalities in *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) increment in Badkhyz reserve during the last ten years 933
Katrushenko I. V. Photosynthesis of *Picea abies* (*Pinaceae*) needle in connection with the age of plants in subclimax communities 938

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 943

Karayeva N. I., Muchtarova Sh. J. Rare for the USSR and new species of the pennate diatoms (*Bacillariophyta*) from Azerbaijan 943
Kuvajev V. B., Pirozhkova N. M. Some problems of the systematics of the genus *Androsace* (*Primulaceae*) 948
Grudzinskaya I. A. On the systematics of the genus *Girardinia*(*Urticaceae*) 959
Tomkovich L. P., Pimenov M. G. Polythetic classification of species of the genus *Ferulago* (*Umbelliferae*) 964

FLORISTIC FINDINGS 972

Makryi T. V. Findings of three new and of one rare for the USSR lichen species of the genus *Peltula* in the Baikal region of Siberia 972
Kamelin R. V. *Gundelia tournefortii* (*Asteraceae*) — a new species of the Pamiro-Alai flora 974
Medvedev M. Yu., Suliga E. M. On the location of *Silene karaczukuri* (*Caryophyllaceae*) in the eastern Pamirs 978

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 981

Paribok T. A., Sazykina N. A., Toporsky V. N., Nikolayeva T. I. The accumulation of chemical elements by urban terrestrial mosses 981

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 987

Grubov V. I. On the centenary from the birth of Boris Konstantinovich Shishkin (May, 1, 1886—March, 21, 1963) 987

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 991

Vasilevich V. I. (*A review*). Ecology of an oak forest in Hungary. Results of «Sikfökut project». 1. Structure, primary production and mineral cycling. 1985 991
Vasilchenko I. T. (*A review*). The Biology of Canadian Weeds. 1984 993
Mirkin B. M. *K. I. Osipov*. Meadows of the northern Transbaikalian region. 1985 . . . 994
Krasnova A. N. (*A review*). Manual of higher plants of the Yaroslav region. 1986 . . . 997
Naumova L. G., Mirkin B. M. *V. S. Novikov, I. A. Gubanov*. School atlas-manual of higher plants: A book for pupils. 1985 999
Golub V. B., Mirkin B. M. *A. Bakhiyev*. Ecology and change in plant communities of Amudarya low reaches. 1985 1001

CHRONICLE 1005

Yakovlev M. S. The IX All-Union conference on plant embryology «Gametogenesis, fertilization and embryogenesis of seed plants, ferns and mosses». Kishinev, December 1—2, 1986 1005

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Дорофеев П. И. Об ископаемых видах рода *Salvinia* (*Salviniaceae*) СССР 865
Кожевников Ю. П. Популяционно-генетическая изменчивость видов и ее отражение в систематике растений 874
Тарасевич В. Ф., Чаудхари Р. П. Палинологическое изучение видов рода *Anemone* (*Ranunculaceae*) Непала в связи с систематикой 887

СООБЩЕНИЯ 898

Рзаева С. Г. Материалы по синезеленым водорослям двух рек Талыша 898
Жукова А. Л. К флоре печеночных мхов острова Врангеля 901
Чупов В. С. О положении родов *Geitonoplesium* и *Simethis* в системе 904
Камелина О. П., Проскурина О. Б. Развитие пыльника и пыльцевого зерна в семействе *Elaeagnaceae* 909
Антропова Г. Л. Онтогенез и жизненная форма двух лапчаток — *Potentilla stipularis*, *Potentilla inquinans* (*Rosaceae*) — с верховьев Колымы 918
Заноха Л. Л. Опыт анализа парциальных флор сосудистых растений в подзоне южных тундр Таймыра 925
Ловелиус Н. В., Родин Л. Е. Аномалии прироста *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) в Бадхызе за последнее десятилетие 933
Катрушенко И. В. Фотосинтез хвои *Picea abies* (*Pinaceae*) в связи с возрастом растений в субклимаксовых сообществах 938

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 943

Караева Н. И., Мухтарова Ш. Дж. Редкие для СССР и новые виды пеннатных диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) из Азербайджана 943
Куваев В. Б., Пирожкова Н. М. Вопросы систематики рода *Androsace* (*Primulaceae*) 948
Грудзинская И. А. К систематике рода *Girardinia* (*Urticaceae*). 959
Томкович Л. П., Пименов М. Г. Политетическая классификация видов рода *Ferulago* (*Umbelliferae*) 964

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 972

Макрый Т. В. Находки трех новых для СССР и одного редкого лишайников рода *Peltula* в Байкальской Сибири 972
Камелин Р. В. *Gundelia tournefortii* (*Asteraceae*) — новинка флоры Памиро-Алая . . . 974
Медведев М. Ю., Сулига Е. М. О нахождении *Silene karaczukuri* (*Caryophyllaceae*) на Восточном Памире 978

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 981

Парибок Т. А., Сазыкина Н. А., Топорский В. Н., Николаева Т. И. Накопление химических элементов у напочвенных мхов в городе 981

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 987

Грубов В. И. К столетию со дня рождения Бориса Константиновича Шишкина (1 V 1886—21 III 1963) 987

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 991

Василевич В. И. (*Рецензия*). Экология дубового леса в Венгрии. Результаты проекта «Сикфёкут». 1. Структура, первичная продукция и циклы минеральных элементов. 1985 991
Васильченко И. Т. (*Рецензия*). Биология сорных растений Канады. 1984 993
Миркин Б. М. *К. И. Осипов.* Луга Северного Забайкалья. 1985 994
Краснова А. Н. (*Рецензия*). Определитель высших растений Ярославской области. 1986 997
Наумова Л. Г., Миркин Б. М. *В. С. Новиков, И. А. Губанов.* Школьный атлас-определитель высших растений: Книга для учащихся. 1985 999
Голуб В. Б., Миркин Б. М. *А. Бахиев.* Экология и смена растительных сообществ низовий Амударьи. 1985 1001

ХРОНИКА 1005

Яковлев М. С. IX Всесоюзное совещание по эмбриологии растений «Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений, папоротников и мхов». Кишинев, 1—2 XII 1986 1005

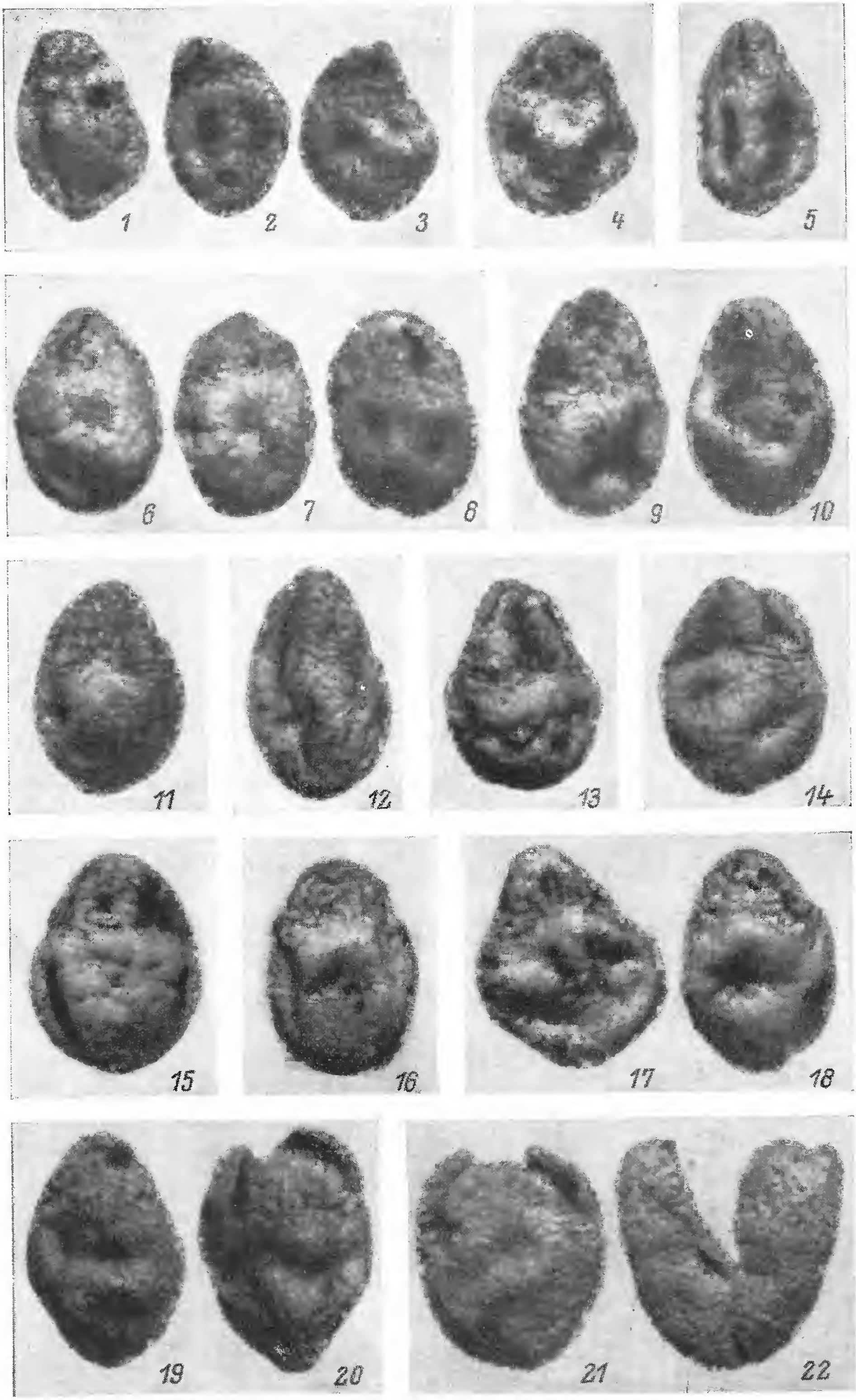


Таблица I. Мегаспоры видов рода *Salvinia*, ×60.

1—5 — *S. sarmatica*, Ак-Мечеть, Одесская обл., верхний сармат; *6—10* — *S. ovata*, Исаковка, Омская обл., верхний миоцен; *11—15* — *S. miocenica*, Лохвица, Полтавская обл., скв. 5801, гл. 92—93, миоцен; *16—18* — *S. crispa*, Лохвица, Полтавская обл., скв. 5801, гл. 92—93, миоцен; *19—22* — *S. tanaitica*, Матанов Сад, Ростовская обл., плиоцен.

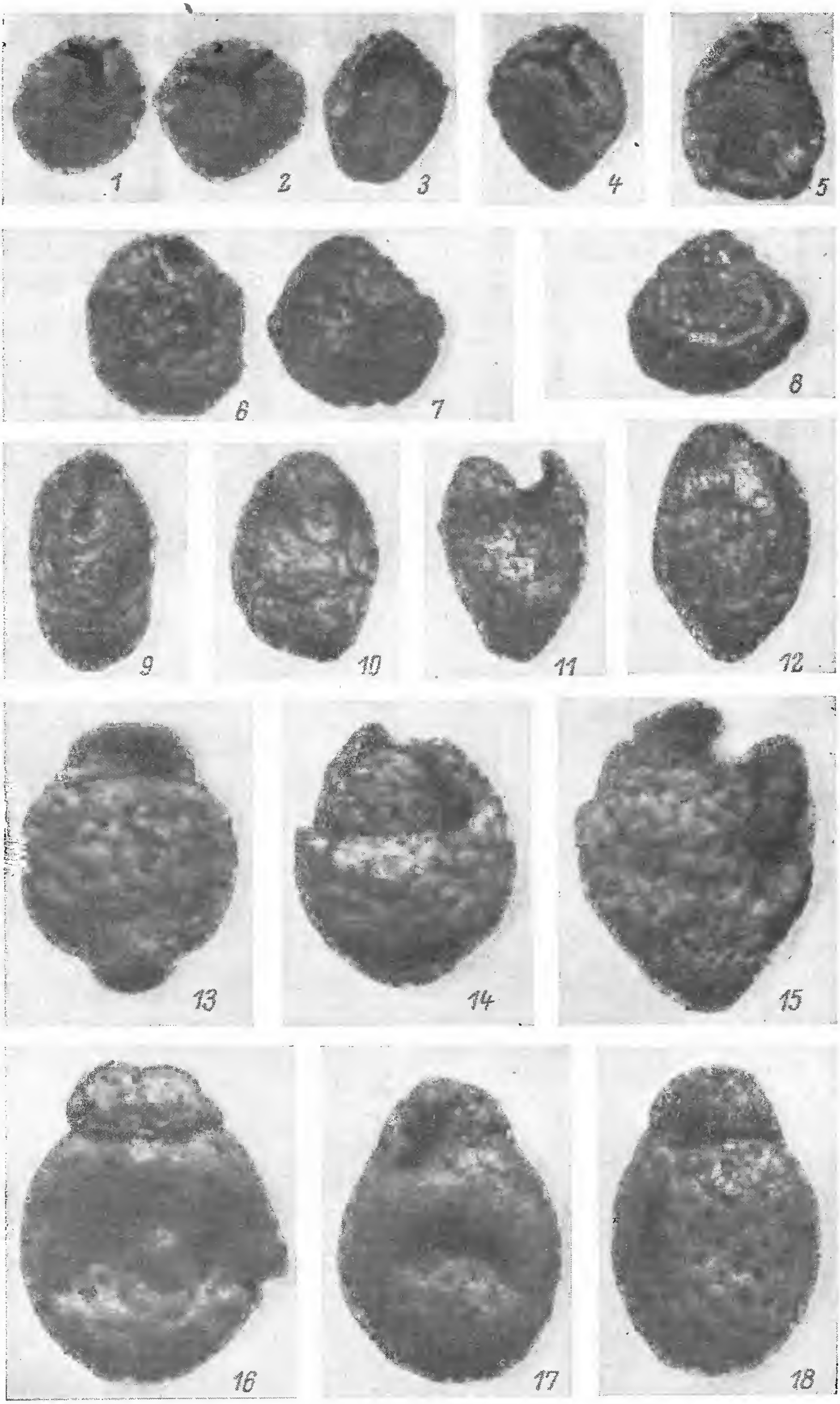


Таблица II. Мегаспоры видов рода *Salvinia*, ×60.

1—4 — *Salvinia* sp., Селезни, Тамбовская обл., скв. 91, гл. 38—40, миоцен; *5—8* — *S. cerebrata*, Вольная Вершина, Тамбовская обл., скв. 33, гл. 61—63, миоцен; *9—12* — *S. transcarpatica*, Малая Бегань, Закарпатская обл., скв. 246, гл. 79.7—80.7, верхний миоцен; *13—15* — *S. tuberculata*, Кривоборье, Воронежска обл., плиоцен; *16—18* — *S. glabra*, Холмеч, Гомельская обл., плиоцен.

К ст. В. Ф. Тарасевич, Р. П. Чаудхари, с. 893

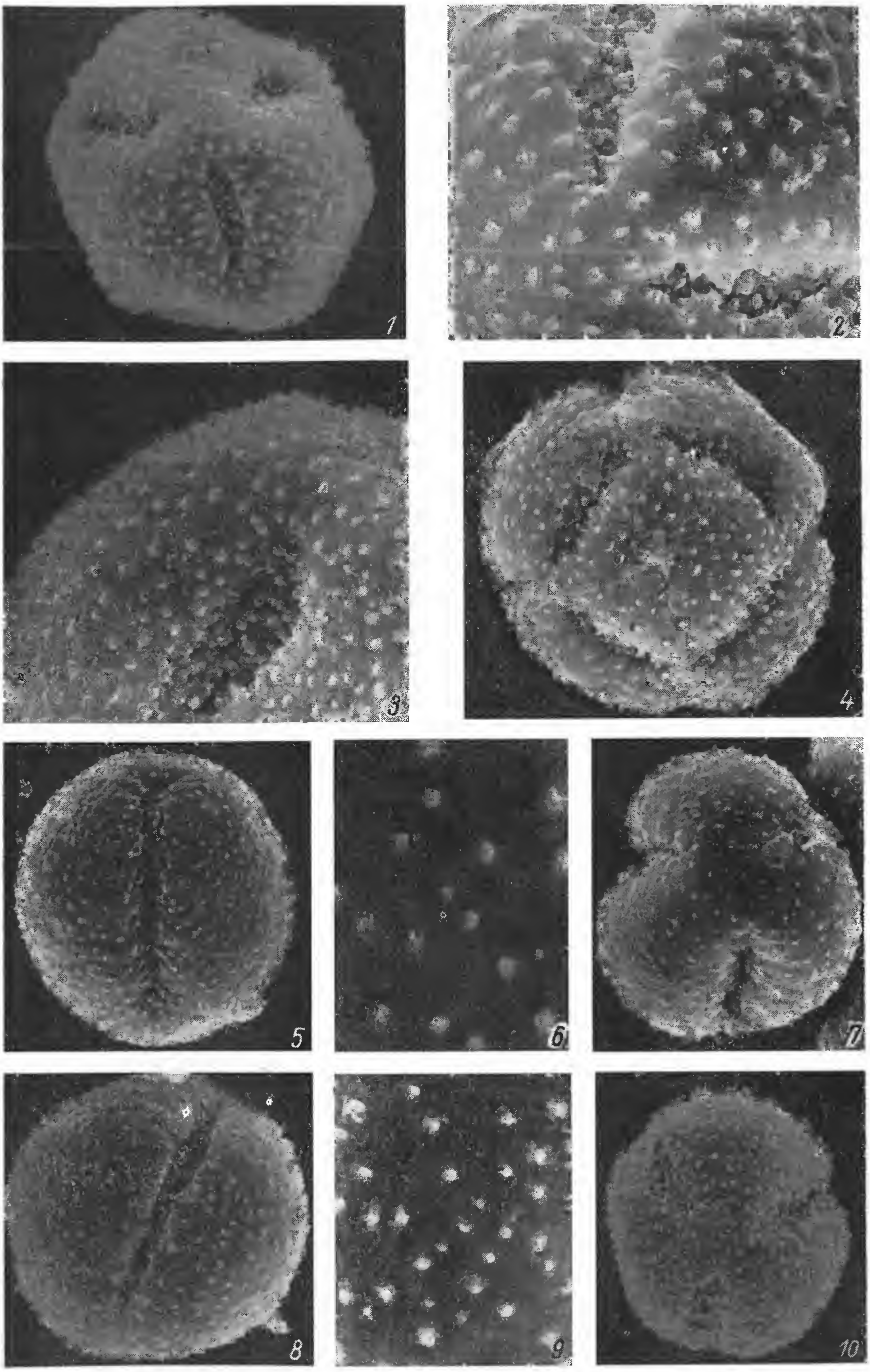


Таблица I. Микрографии пыльцевых зерен видов рода *Anemone*, выполненные с помощью СЭМ.

1, *3* — *A. rivularis*, Непал: *1* — общий вид, ×1760; *3* — деталь скульптуры, ×3600. *2*, *4* — *A. griffithii*, Индия: *2* — деталь скульптуры, ×3600; *4* — общий вид, ×1760. *5*, *8*, *9* — *A. rupicola*: *5* — общий вид ×1760, Индия; *8* — общий вид, ×1900; *9* — деталь скульптуры, ×6000, Непал. *6*, *7*, *10* — *A. vitifolia*: *6* — деталь скульптуры, ×6000, Непал; *7* — общий вид, ×1760, Индия; *10* — общий вид, ×1760, Непал.

К с. 894

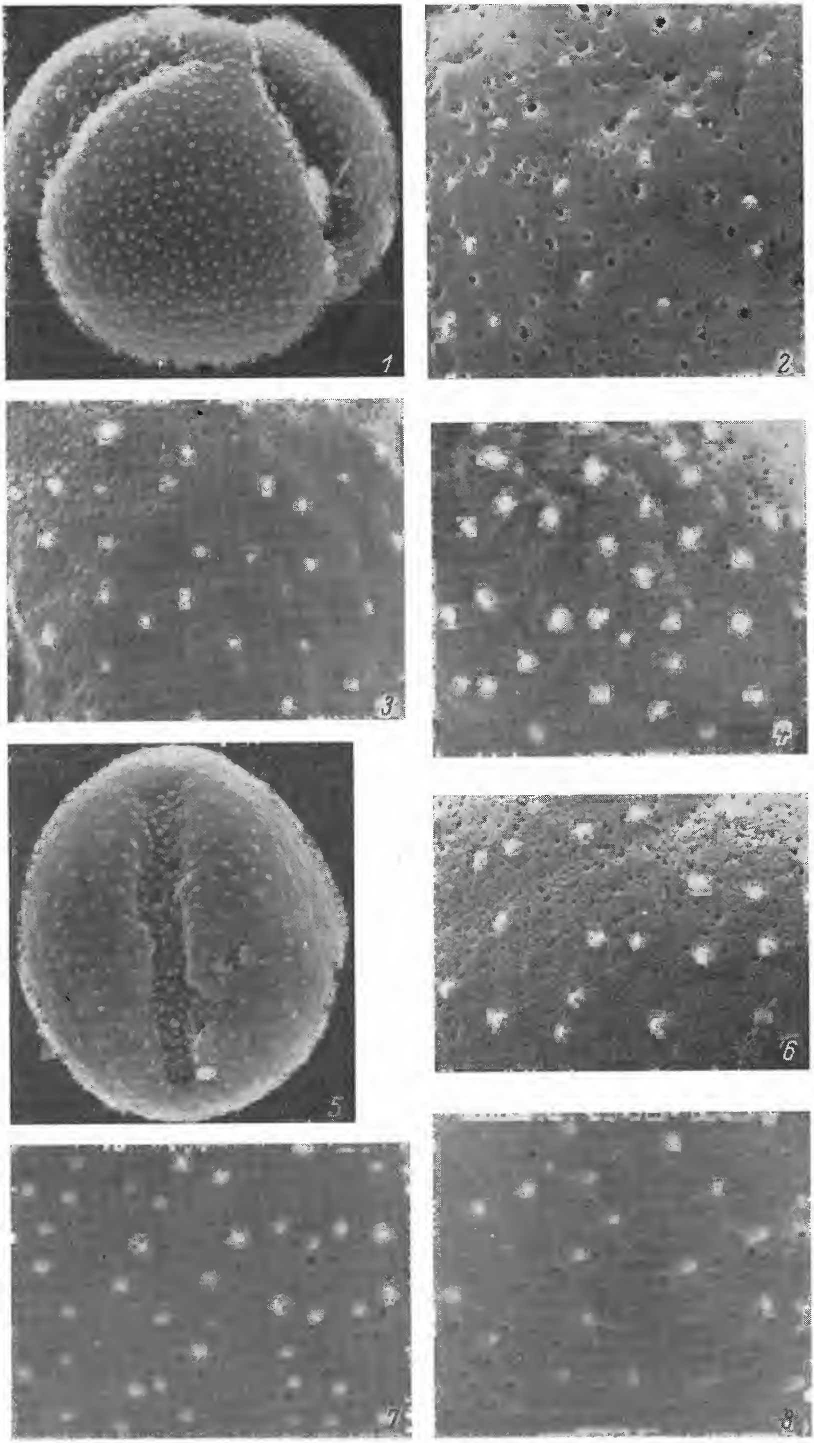


Таблица II. Микрографии пыльцевых зерен видов рода *Anemone*, выполненные с помощью СЭМ.

1, 3 — *A. geum*, Китай: *1* — общий вид, ×1760, *3* — деталь скульптуры, ×6000. *2* — *A. rupestris*, Непал: деталь скульптуры, ×6000. *4* — *A. obtusiloba*, Непал, деталь скульптуры, ×6000. *5, 7* — *A. polycarpa*, Непал: *5* — общий вид, ×1760, *7* — деталь скульптуры, ×6000. *6* — *A. trullifolia*, Непал, деталь скульптуры, ×6000. *8* — *A. geum* subsp. *ovalifolia*, Китай, деталь скульптуры, ×6000.

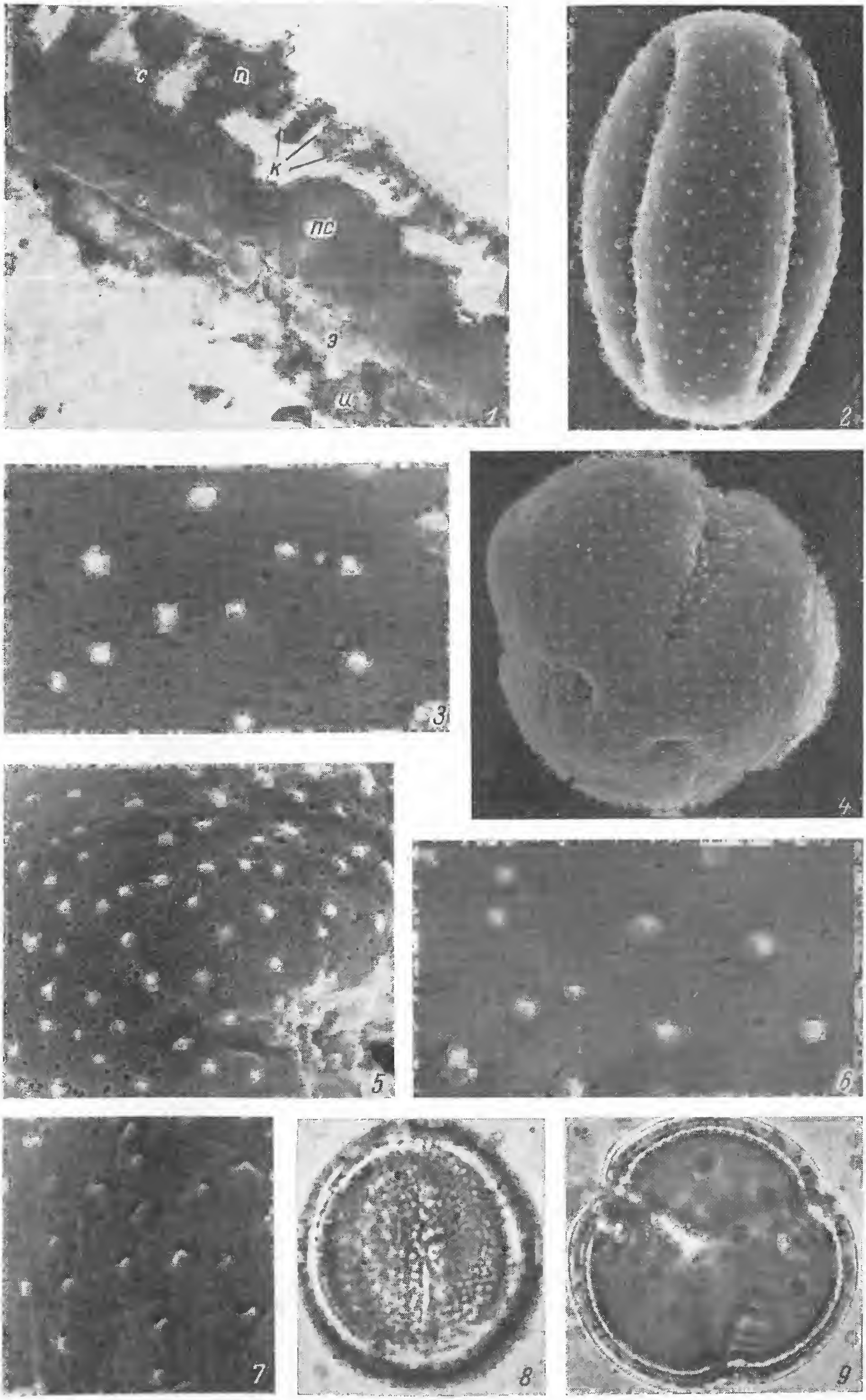


Таблица III. Микрографии пыльцевых зерен видов рода *Anemone*, выполненные с СЭМ, ТЭМ и СМ.

1, 4, 5 — *A. demissa*, Непал: *1* — ультратонкий срез, ×12 900, ТЭМ; *4* — общий вид, ×1760; *5* — деталь скульптуры, ×6000, СЭМ. *2, 3* — *A. polyanthes*, Непал: *2* — общий вид, ×1920; *3* — деталь скульптуры, ×6000, СЭМ. *6* — *A. smithiana*, Непал, деталь скульптуры, ×6000, СЭМ. *7* — *A. elongata*, Индия, ×6000, СЭМ. *8, 9* — *A. demissa*, Непал, ×1000, СМ. *п* — покров, *с* — стерженьки, *пс* — подстилающий слой, *к* — канальцы, *э* — эндэкзина, *и* — интина.

К с. 894

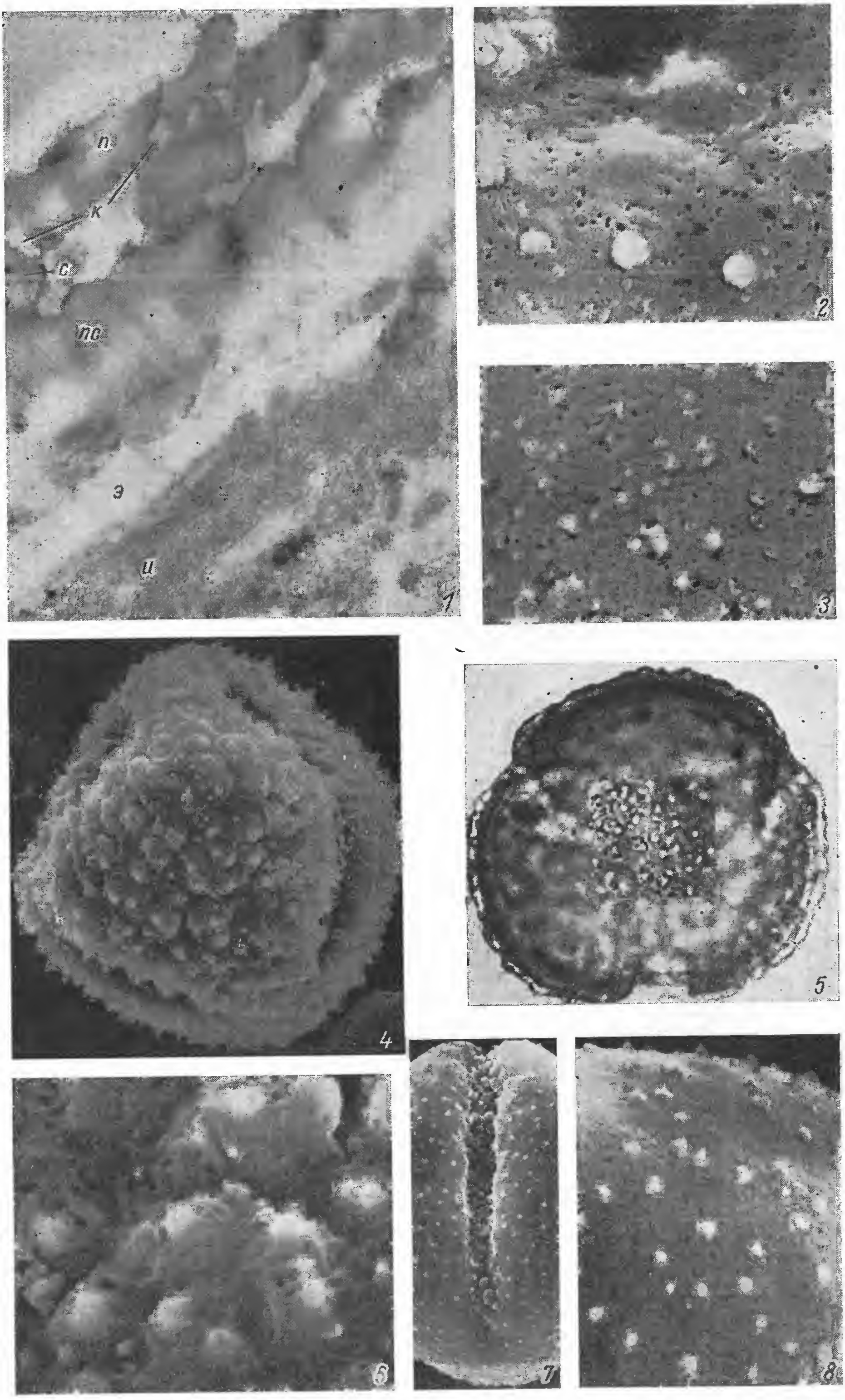


Таблица IV. Микрографии пыльцевых зерен видов рода *Anemone*, выполненные с помощью СМ, СЭМ и ТЭМ.

1, 2, 4—6 — *A. fuscopurpurea*, Непал: *1* — ультратонкий срез, ×19 600, ТЭМ; *2* — деталь скульптуры, ×6000; *4* — общий вид, ×1760, СЭМ; *5* — общий вид, ×1000, СМ; *6* — деталь скульптуры, ×6000, СЭМ. *3* — *A. elongata*, Непал, деталь скульптуры, ×6000, СЭМ. *7, 8* — *A. narcissiflora*, Индия, СЭМ: *7* — характер борозды, ×1760; *8* — деталь скульптуры, ×6000. Обозначения те же, что на табл. III.

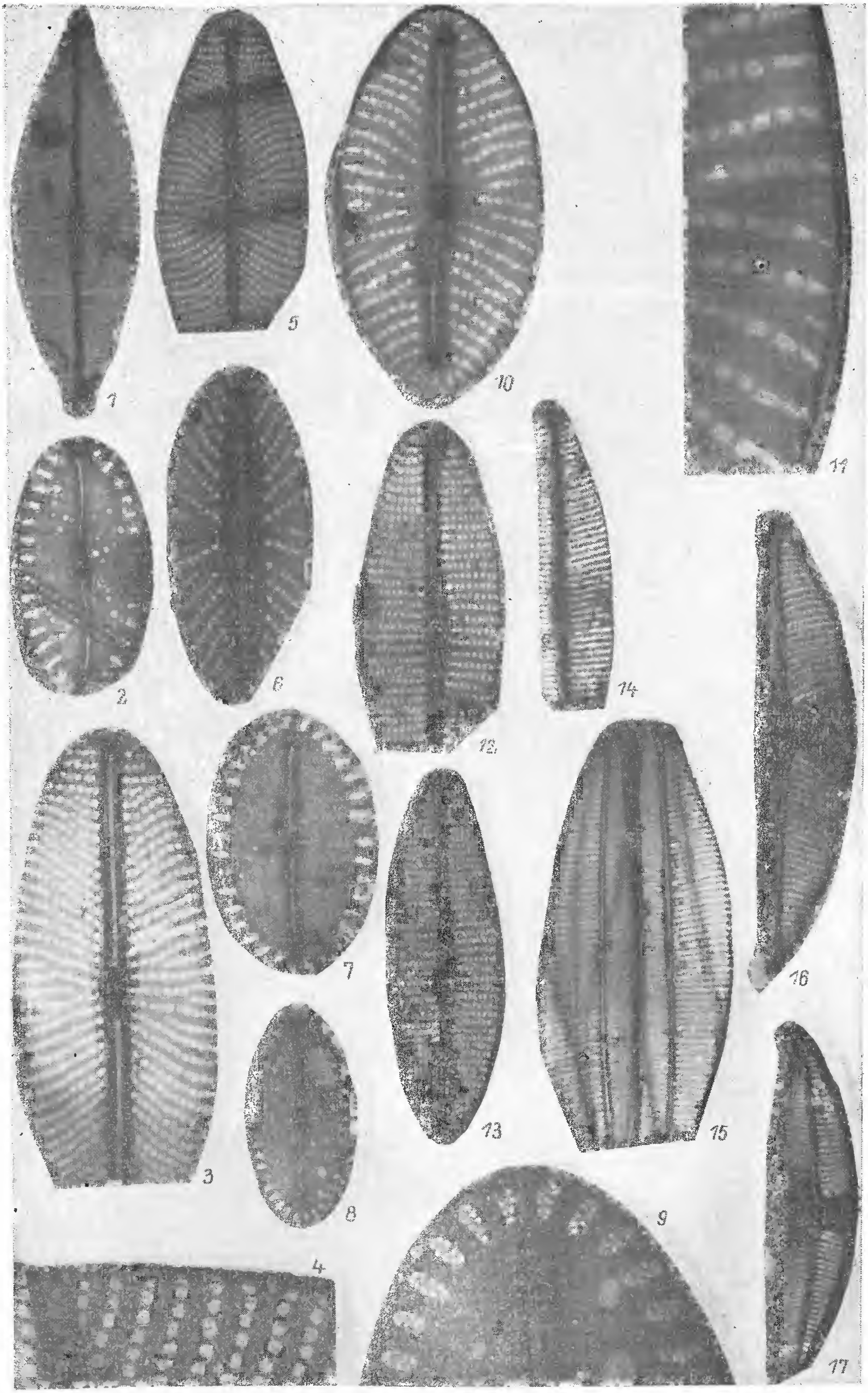


Таблица I.

1 — *Navicula accomoda*, створка, ×3000; 2 — *N.* aff. *N. amphipleuroides*, створка, ×6000; 3—5 — *N. cloacina* (3, 5 — створки; 3 — ×8000; 5 — ×6000; 4 — фрагмент края створки, ×18000); 6 — *N. excelsa*, створка, ×6000; 7—9 — *N.* aff. *N. fenestrella* (7, 8 — створки; 7 — ×1000; 8 — ×6000; 9 — фрагмент створки, ×15000); 10, 11 — *N. permitis* (10 — створка, ×8000; 11 — то же, фрагмент края, ×24000); 12, 13 — *N. twimanyana* (створки, 12 — ×6000, 13 — ×5000); 14, 15 — *Amphora micrometra* (14 — часть створки, ×6000; 15 — панцирь, ×8000); 16, 17 — *A. submontana* (16, 17 — створки; 16 — ×8000; 17 — ×5000).

К с. 946

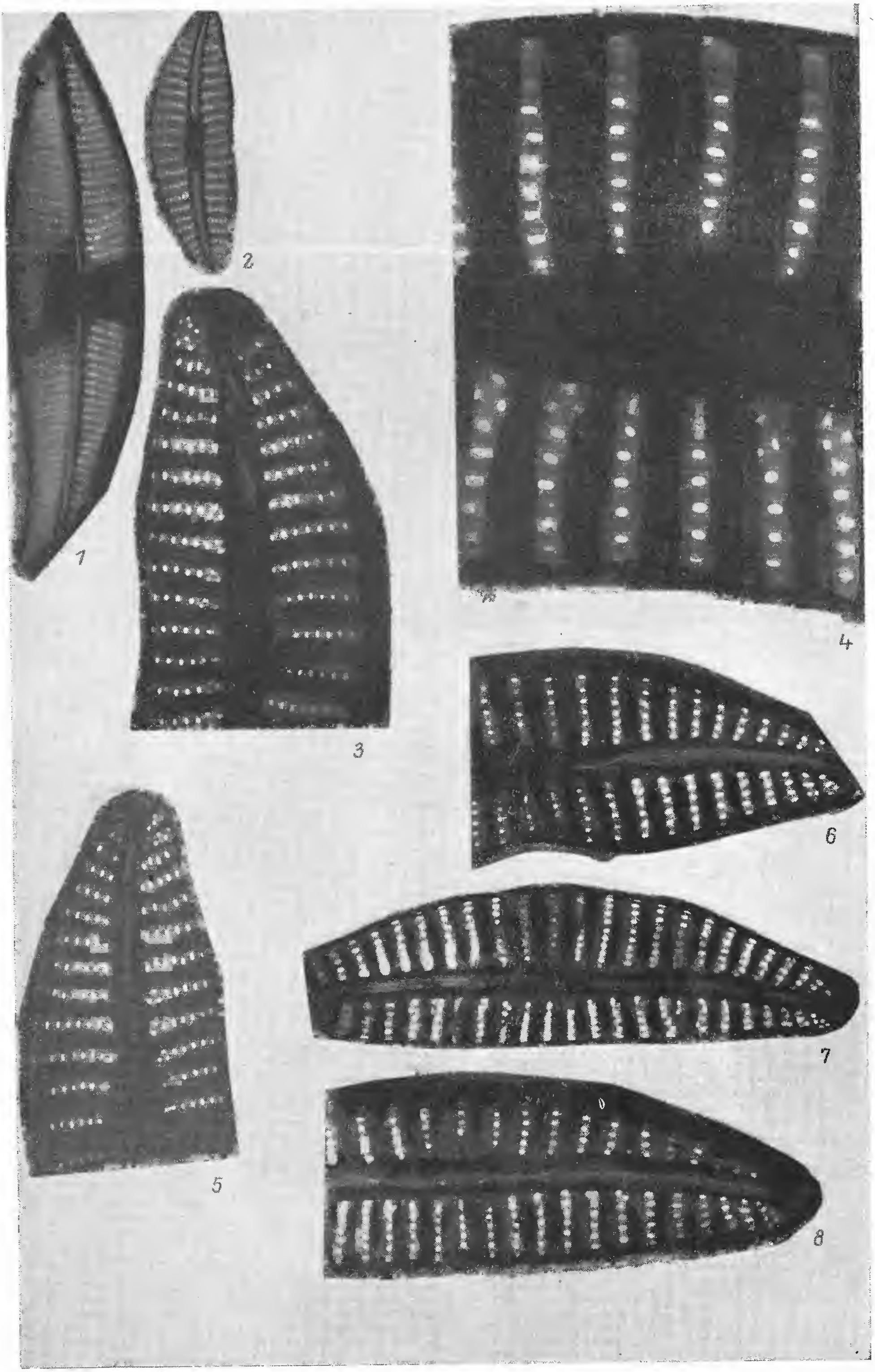


Таблица II.

1 — *Amphora submontana*, створка, ×6000; *2—8* — *Cymbella inelegans* (*2* — створка, ×2000; *3*, *4* — фрагменты той же створки; *3* — ×6000; *4* — ×12 000; *5—8* — фрагменты створок; *5*, *6*, *8* — ×5000; *7* — ×4000).

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1987, т. 72, 7, 865—1008